Los retos actuales del darwinismo

¿Una teoría en crisis?

Juan Moreno

En los últimos tiempos se ha propagado en los círculos científicos la idea de que la teoría de Darwin sobre evolución por selección natural ha perdido actualidad y vigencia, y de que existen paradigmas alternativos más adecuados para explicar los grandes avances científicos de las últimas décadas.

Sin embargo, esta percepción no se basa en la realidad de una falta de consonancia de los últimos resultados científicos con el darwinismo, como se demuestra en este libro. De hecho, la conclusión de un estudio pormenorizado de la evidencia y de los resultados concretos de la más reciente investigación en paleobiología, biología molecular y ecología resalta la rabiosa actualidad del único mecanismo conocido que explica la evolución de los seres vivos en nuestro planeta: el propuesto por Darwin hace 150 años.

epublibre

Juan Moreno Klemming

LOS RETOS ACTUALES DEL DARWINISMO

¿Una teoría en crisis?

ePub r1.0
Titivillus 20.05.2024

Título original: *Los retos actuales del darwinismo*
Juan Moreno Klemming, 2008

Editor digital: Titivillus
Escaneo, OCR y primera edición: xenornis
ePub base r2.1

Índice de contenido

Introducción

1. Ecología evolutiva: la Historia natural consciente de sí misma

2. Adaptacionismo: demostrando el funcionamiento de la selección natural

3. Antidarwinismo: sobre tautologías, improbabilidades y falacias

4. Las grandes extinciones: ¿la ruleta y el interruptor?

5. La macroevolución como resultado de la selección natural

6. Los equilibrios puntuados, especiación y estasis: ¿revolución o mito?

7. La explosión del Cámbrico: ¿misterio inexplicable?

8. ¿Restricciones del desarrollo? Evo-Devo y variación facilitada como soportes del darwinismo

9. Efectos del ambiente sin lamarckismo: la plasticidad de los fenotipos sometidos a selección

10. Complejidad y autoorganización: ¿orden sin adaptación?

11. Simbiosis y adquisición de genomas: la simbiogénesis como producto de la selección natural

12. Especiación adaptativa: Darwin sí ofreció una explicación al origen de las especies

13. El nuevo lamarckismo: la epigénesis como fenotipo

14. Azar o convergencia adaptativa: cómo la evolución se repite a sí misma

15. Altruismo, Gaia y otros debates

16. Darwinismo universal: variación y selección como bases del funcionamiento de la vida

Epílogo

Agradecimientos

Glosario

Lecturas recomendadas

Bibliografía

A mis padres

Prólogo

Este libro es el primero de una serie que la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE), se propuso publicar y promocionar ya en la primera reunión de la Junta Directiva, después del congreso fundacional que tuvo lugar en Granada, en septiembre de 2005. Esta sociedad nació con el principal objetivo de difundir la teoría evolutiva en España y conseguir que adquiriera en nuestro país la importancia y el protagonismo científico de que disfruta en el resto de los países de nuestro entorno cultural. La situación en España es muy curiosa ya que no existe ningún movimiento, ni social ni intelectual, que mantenga una postura antievolucionista clara, y sin embargo, la teoría evolutiva es, por un lado, la gran olvidada de la biología española, ya que no se la tiene en cuenta a la hora de diseñar los planes de estudios de los distintos tipos de enseñanza, incluida la universitaria; y por otro es, como se suele decir popularmente, "la percha de los palos", puesto que parece que todo el mundo disfruta apoyando las posturas críticas y los comentarios más despectivos. Además, en las librerías españolas son mucho más frecuentes los libros (y traducciones de libros) que critican el darwinismo que los que lo apoyan y elogian, pues de éstos se publican y se traducen muy pocos.

Esta tendencia española, una realidad compleja y difícil de explicar (quizá uno de los motivos más importantes sea su escasa tradición evolutiva y su enorme tradición católica), inspiró el nacimiento de la SESBE y me decidió a proponer que el primer libro de la colección tendría que estar dedicado a responder a las abundantes críticas que recibe el darwinismo, especialmente en nuestro país. Cuando se abordó este asunto por primera vez los miembros de la Junta Directiva estuvieron de acuerdo, pero coincidieron en que la cuestión principal era encontrar a un autor lo suficientemente preparado, con una cultura evolutiva tan amplia como para poder responder a la serie

de críticas tan diversas que se estaban vertiendo, y que utilizaban argumentos basados en muchas disciplinas diferentes. Recuerdo que mi respuesta fue: "Conozco al autor adecuado, el problema va a ser convencerle de que escriba el libro…". Yo ya estaba pensando en Juan Moreno porque somos amigos, le conozco desde hace tiempo, y estaba convencido de que era la persona más apropiada para escribir este libro.

Antes de volver al tema de los problemas de la teoría evolutiva y de este libro, quiero presentar brevemente al autor. Curiosamente nos conocimos en Canadá en 1986. Ambos estábamos allí participando en un congreso internacional de ornitología. Era mi primer evento de este tipo y había viajado en compañía de mi mujer. Uno de los días, al finalizar las sesiones, ella y yo estábamos hablando en la barra de un bar tomando una cerveza, cuando oí, por detrás de mí, una voz profunda y grave que decía "Perdonad, os estoy oyendo hablar en español, ¿sois de España?". Al volverme pude ver a un hombre alto, moreno, acompañado por sus colegas de la Universidad de Uppsala (en esta institución sueca, uno de los centros más importantes del mundo en Ecología Evolutiva, realizó su tesis doctoral y permaneció como investigador durante nueve años). Aquel día estuvimos hablando durante varias horas de todo un poco, pero, principalmente, de pájaros, de comportamiento animal y de ecología. Dos años más tarde estábamos colaborando en un estudio sobre la collalba negra que nos ocupó tres años. En este proyecto también participaron otros dos compañeros suyos de la Universidad de Uppsala, uno de ellos Anders Møller. Coincidíamos durante las temporadas de campo en la comarca de Guadix (Granada), y la verdad es que disfrutamos mucho intentando descubrir por qué las collalbas negras transportaban piedras durante el período de construcción del nido y, por supuesto, saboreando la comida andaluza y las típicas cervezas con tapa. Aquella colaboración fue muy importante para mí porque

aprendí mucho de estos compañeros, y creo que para él también lo fue, porque le sirvió para terminar de decidir que quería volver a España. Sólo dos años más tarde consiguió una plaza de investigador en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, centro en el que continúa en la actualidad, concretamente en el Departamento de Ecología Evolutiva.

Desde entonces (hace ya 20 años), hemos mantenido el contacto, hemos colaborado en otros estudios y hemos realizado algunos viajes juntos. El autor de este libro tiene dos "vicios" (entre comillas, los llamo así por la intensidad con que los vive, no porque sean perniciosos para su salud): viajar, visitando las zonas más importantes del mundo para la observación de fauna y naturaleza salvaje, y leer, principalmente libros sobre evolución. Es impresionante no sólo la cantidad de libros que tiene y ha leído sobre temas evolutivos, sino lo que sabe y es capaz de recordar. Su desesperante (para mí, claro) memoria le permite recordar nombres, fechas, datos e incluso, a veces, la revista y el año en que están publicados. Leía todos los libros de evolución que encontraba, no sólo los que apoyaban la teoría de la selección natural, sino también los que defendían posturas contrarias, y se enfadaba leyendo las críticas, muchas veces superficiales y sin fundamento. Éstos son los argumentos que utilicé cuando le pedí que escribiera este libro. Simplemente le dije que era la oportunidad de compartir con los demás sus lecturas sobre evolución y todos sus conocimientos sobre las réplicas más adecuadas a las críticas habituales, a la vez que prestaría un servicio importante a todos los interesados en la teoría evolutiva de habla hispana. Afortunadamente, aceptó escribir este libro sin necesidad de tener que insistir mucho. He tenido la suerte de leer el primer borrador completo y, tal y como esperaba, ha realizado un gran trabajo y se trata de una magnífica obra. Me siento muy orgulloso de haber tenido algo que ver en que lo haya escrito.

Por otra parte, me ha pedido que escribiera el prólogo. La verdad es que me sorprendió muchísimo y lo consideré un honor inmerecido, pero insistió y acepté encantado. Ya sé que lo de "honor inmerecido" es el tópico más utilizado, pero en este caso es una realidad. No creo que se haya dado nunca (o casi nunca) el caso de que un discípulo escriba el prólogo de un libro de su maestro, y yo me considero discípulo de Juan Moreno (y de Anders Møller, por completar la confidencia).

Volviendo al tema central del libro, es decir, las críticas al darwinismo, ¿en qué se basan estas críticas? La teoría de Darwin tiene dos componentes. El primero es la confirmación del hecho en sí de que la evolución ha ocurrido y todos los seres vivos que pueblan la Tierra descienden de un antecesor común. El segundo es una explicación de cómo ha tenido lugar esa evolución: la teoría de la selección natural. Sobre el primer punto, la unanimidad de la comunidad científica es total y absoluta, la evolución es un hecho tan demostrado como lo pueda estar la existencia del átomo o que la Tierra gira alrededor del Sol. Respecto al segundo sí existe alguna controversia que es utilizada, junto con los impresionantes avances conseguidos durante los últimos años en campos como la biología molecular, la genética y la biología del desarrollo, para defender que el darwinismo está acabado y que es necesaria una nueva teoría. Curiosamente son bastantes los que apoyan esta postura, pero nadie ha sugerido una teoría alternativa a la selección natural para explicar cómo se produce la evolución de las especies. Se acepta el hecho de la evolución pero se critica el mecanismo de funcionamiento propuesto por Darwin, la selección natural. Esto es lo fácil, pero no es lo lógico. Evidentemente una teoría, para ser sólida y consistente, tiene que asentarse sobre la base de unos mecanismos de funcionamiento que son los que validan el modelo. Los críticos, los que se empeñan en deconstruir a Darwin, si fueran consecuentes, lo que tendrían que hacer, en lugar de

dedicarse a buscar los puntos aparentemente débiles para criticarlos, sería presentar una idea alternativa a la selección natural. Los motivos de estas críticas por parte de los científicos son expuestos en detalle en la introducción y en el capítulo 3 de este libro, por lo que no voy a incidir más en el tema.

Sin embargo, sí quiero comentar otro aspecto destacado por el autor en el libro, que también me preocupa. Es el hecho de que a nivel popular, los no expertos en el tema se sienten inmediatamente identificados con las críticas negativas y aceptan con mucha facilidad esa opinión de que el darwinismo está anticuado y ha sido superado. Para contrarrestar el efecto de las críticas es para lo que hemos promovido la publicación de este libro que, esperamos, también contribuirá a mejorar la imagen de la teoría evolutiva entre el público en general, pero, sin lugar a dudas, queda bastante trabajo por hacer. Pienso que, en este sentido, sería positivo realizar un esfuerzo por divulgar una imagen menos lejana, más concreta y tangible de la evolución. La gente (incluso muchos biólogos que no han tenido la formación adecuada) suele tener la sensación de que la teoría evolutiva sólo se puede estudiar mirando hacia el pasado, desde un marco histórico. Habrá que trabajar para hacerles entender que esto no es cierto, que las hipótesis evolutivas también se pueden poner a prueba en un escenario completamente actual, tanto en estudios de campo como de laboratorio. Se han publicado miles de trabajos en los que se comprueba experimentalmente alguna hipótesis basada en la teoría de la selección natural, y, cada uno de ellos representa, es una prueba, de la validez de la teoría darwinista. Los estudios de laboratorio también han ofrecido un firme soporte a la teoría de la selección natural. Por ejemplo, se ha demostrado que herramientas como los análisis moleculares y técnicas como las reconstrucciones filogenéticas son enormemente precisas y eficaces.

Otra cosa que se podría hacer para convencer a la gente de que la evolución es algo real, tangible y patente en nuestros días, sin necesidad de tener que considerar el pasado remoto, sería difundir y destacar el importante papel que está representando la teoría evolutiva en la ciencia actual. Su utilización está favoreciendo un rápido avance en diversos temas aplicados entre los que podemos mencionar la lucha contra las enfermedades, infecciones y epidemias (las investigaciones sobre el sida son un claro ejemplo), la biología de la conservación, la lucha contra las plagas de la agricultura, etc.

Éste es un libro valiente en el que, por primera vez, se recogen todas las críticas y temas que han provocado el debate sobre la teoría de la selección natural, y se van rebatiendo una por una, de forma contundente y clara, con una lógica aplastante basada en fundamentos científicos claramente establecidos. Se rebaten las críticas fundamentadas en las perspectivas macroevolutivas y en la biología del desarrollo, y las defendidas por los partidarios de la simbiogénesis, sin olvidar algunas más concretas como que la selección natural no explica la especiación, que el azar y la contingencia tienen una enorme importancia, o los debates planteados por temas como el altruismo, Gaia y el escaso número de genes detectado en los humanos.

Estoy seguro de que esta obra convencerá al lector de que el darwinismo sigue vigente, que los grandes avances científicos que se han utilizado como base para las críticas no suponen nada sin la selección natural. *Los retos actuales del darwinismo* se va a convertir en una herramienta muy útil, espero que tanto para los darwinistas convencidos como para los críticos. A los darwinistas nos va a permitir informarnos sobre las réplicas que podemos dar a críticas que se hacen desde las áreas en las que no somos expertos, y a los críticos, les puede servir para que no vuelvan a publicar una y otra vez argumentos que ya han sido rebatidos. Pensaba que por su temática era un libro necesario,

pero ahora, teniendo en cuenta su contenido, estoy convencido de que va a ser un libro imprescindible. Por su publicación, felicito a su autor, porque ha realizado un concienzudo, minucioso y magnífico trabajo; y además, creo que tenemos que congratularnos todos, no sólo los socios de la SESBE, sino todos los interesados en los temas evolucionistas, porque por fin disponemos de un libro que hemos echado mucho de menos.

Manuel Soler
Presidente de la Sociedad Española
de Biología Evolutiva (SESBE)

Introducción

En 1889 Alfred Russel Wallace, codescubridor de la teoría de la selección natural junto con Charles Darwin, escribió una vigorosa defensa del darwinismo, apropiadamente titulada *Darwinism*. Por entonces, el escepticismo sobre la eficacia del mecanismo evolutivo enunciado brillantemente por Darwin en 1859 para explicar la adaptación de los organismos a su medio y la diversificación de los seres vivos en el transcurso de la evolución, había empezado a generalizarse entre naturalistas y biólogos de cualquier especialidad. Este mecanismo, la selección natural, había sido siempre considerado sospechoso incluso por seguidores de Darwin como Thomas Huxley. La prueba de que la resistencia a aceptar el principio de la selección natural no ha cesado nunca es que, más de un siglo después de la defensa de Wallace, se siguen publicando obras en las que se defiende su importancia para explicar los procesos evolutivos. Como contraste, por poner un ejemplo, hace ya mucho que dejó de defenderse la teoría de Copérnico sobre el heliocentrismo. Sin embargo, la evidencia en favor de la selección natural es apabullante, y sólo se discute su importancia en relación con otros factores que pueden afectar a los procesos evolutivos. Quiero destacar aquí que la evolución por selección natural es un hecho (se ha podido estudiar detalladamente en numerosas poblaciones naturales y recrear en el laboratorio), no una mera "teoría", como argumentan los creacionistas para descartarla de los currículos escolares. Cuando me refiero a teoría de evolución "por selección natural" es porque su importancia como mecanismo evolutivo puede variar según distintas versiones de la biología evolutiva, tema central de este libro. Otras teorías enunciadas por Darwin en *El origen de las especies*, como la de la descendencia de todos los seres vivos a partir de un único ancestro común o la de la descendencia con modificación para explicar la diversificación estudiada por paleontólogos y taxó-

nomos, fueron rápidamente aceptadas por la comunidad científica, aunque no así por los estamentos religiosos.

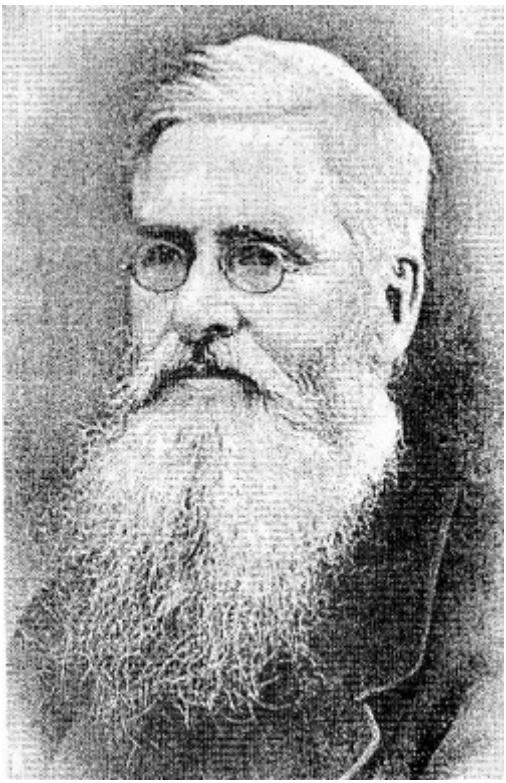


FIGURA 1. Alfred Russell Wallace (1823-1913), codescubridor del funcionamiento de la selección natural, fue hasta su muerte un firme defensor del darwinismo, aunque excluyó a la mente humana del funcionamiento del principio por él descubierto. Periódicamente hay que repetir su esfuerzo y actualizar la defensa de la vigencia del darwinismo. Wallace y su libro *Darwinism* (1889) son los inspiradores del presente intento. Fuente: A. Russell Wallace, *A narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro,* 1889.

La teoría darwinista sobre la evolución por selección natural, pese a su aparente sencillez y claridad, parece seguir produciendo rechazos e intentos continuos de menospreciarla tanto dentro como fuera de la comunidad científica. Ello explica la continuada necesidad de escribir libros como éste más de un siglo después de que Wallace se viera obligado a defender la

teoría. ¿Cuáles son las fuentes de este rechazo de la selección natural en muchos sectores, tanto profanos en el tema como académicos? Se han propuesto numerosos argumentos científicos para restarle importancia desde que la teoría fue propuesta, algunos basados en el énfasis sobre aspectos que la ortodoxia neodarwinista no tiene en cuenta, y otros en enfoques alternativos sobre el funcionamiento de los organismos, o algunos que rechazan la teoría por sus posibles implicaciones para los seres humanos. Aunque todos los argumentos son científicamente válidos, y muchos contemplan aspectos insuficientemente tenidos en cuenta por la Síntesis Neodarwinista, algunas veces se pretende revisar la teoría cuando ninguno de los argumentos esgrimidos la contradicen en realidad. Conseguir deconstruir la teoría de la selección natural parece haberse convertido en la máxima aspiración de algunos investigadores. En muchos casos, los argumentos críticos prescinden de comentar la obra original o los conocimientos sobre la historia natural de los organismos que la inspiraron. Aspiran a rechazar la teoría sin entender cómo funciona la selección natural en el campo.

Actualmente existe una disciplina científica que trata precisamente de dicho funcionamiento y que cuenta con Darwin como uno de sus principales inspiradores y practicantes, la Ecología Evolutiva. Sin la base de que los fenotipos compiten en su medio natural por recursos limitados, la teoría carece de sentido. El énfasis en la producción de variación menosprecia las evidencias de los ecólogos y naturalistas del pasado y del presente sobre los efectos de dicha variación sobre la aptitud de los fenotipos. Otras propuestas críticas provienen del estudio de los fósiles y se basan en presuntas evidencias contrarias obtenidas de una visión macroscópica de la historia de la vida. Esta visión está en ocasiones distorsionada por el carácter incompleto del registro fósil y por una falta de asociación de los datos del pasado con los fenómenos de adaptación y extinción en el

presente que están siendo estudiados por ecólogos y naturalistas. Por último, hay que resaltar que las teorías evolutivas son un terreno que parece abonado para recibir la crítica de cualquier científico, sea de la disciplina que sea; desde las infundadas críticas de lord Kelvin dirigidas a Darwin en vida, hasta la costumbre de algunos físicos actuales de criticar ex cátedra la teoría sin demasiada base, la tendencia históricamente mantenida es chocante y merecedora de un estudio sociológico sobre las interacciones jerárquicas entre disciplinas científicas. Este libro pretende rescatar la importancia de la ecología en el debate sobre la revisión del darwinismo que no ha cejado desde la propuesta original de la teoría, y rebatir así muchas críticas mejor o peor fundadas enunciadas desde el mundo científico. En adelante, cuando mencione el término darwinismo, me estaré refiriendo a la teoría de la selección natural, la más original y controvertida de Darwin.

Evidentemente no siempre subyacen argumentos científicos en las críticas a la teoría de la selección natural. El rechazo entre los practicantes de las humanidades ha sido general hasta hace muy poco tiempo. La identificación del darwinismo con prejuicios burgueses y victorianos mantenedores del orden capitalista por ciertos sectores de la izquierda no explica el aplastante rechazo de la teoría por parte de cualquier tendencia dentro de las humanidades de cualquier posible adscripción ideológica, inclusive la derecha conservadora. Aquí la "amenaza" que implica el darwinismo no es sólo que la biología pretende fagocitar a las ciencias sociales y trastocar paradigmas añejos, como intentó explicar Edward O. Wilson en su famosa obra *Sociobiología* (1980), sino que aspira a colocar al ser humano en el mismo nivel de explicación que el que corresponde a cualquier otra especie animal. Esta pretensión, ya enunciada por el propio Darwin en *El origen del hombre* en 1871, se convierte en anatema para la mayoría de los practicantes de las ciencias hu-

manas y las corrientes políticas e ideológicas que las inspiran, desde la derecha creacionista al marxismo de la "tabla rasa" (la negación de una raíz biológica del comportamiento humano; véase Pinker [2003] para una crítica de esta postura). Lo que une a todos estos críticos en el mundo académico, periodístico y político en contra de la teoría es que atenta contra los cimientos de la idea que ha sustentado todas las culturas y religiones hasta el presente, que no es otra que la diferencia inconmensurable entre el ser humano y el resto de los organismos. Este sustrato básico subyace a muchos intentos críticos. Para que podamos seguir considerándonos no sólo cuantitativa sino cualitativamente distintos al resto de los organismos con los que compartimos el planeta, la teoría de Darwin debe ser contenida, coartada y, a ser posible, destruida. Contra estos prejuicios no se puede luchar con argumentos científicos, sólo demostrando que las ideologías (y la idea intocable sobre nuestra diferencia esencial con respecto a otros seres lo es), no tienen nada que ver con la ciencia y no deben pretender encauzar y dirigir la actividad científica como en tiempos de Galileo (Dennett, 2007). El resurgir del creacionismo en la principal potencia científica del momento (aunque desde luego no entre sus científicos) parece presagiar que este argumento sobre la separación de ciencia y religión no va a ser aceptado por ciertos sectores políticos muy poderosos en el mundo actual.

En los capítulos que siguen voy a intentar defender la vigencia de la teoría de la selección natural contra recientes críticas muy popularizadas en libros y revistas. En España no se conocen los trabajos de muchos prestigiosos científicos que apoyan la teoría de Darwin y que cito a lo largo de estas páginas (las traducciones de sus textos en inglés son mías). De algún modo estoy intentando subsanar esta falta de disponibilidad de obras que presentan el nuevo y moderno rostro del darwinismo, basado en los últimos datos científicos. Los que quieran profun-

dizar en estos debates tienen una amplia bibliografía en inglés para consultar. No pretendo ser original en mis análisis, sino sólo recoger los numerosos argumentos en favor del darwinismo que aparecen dispersos en libros y artículos de algunos de los mejores exponentes de la biología evolutiva actual. Quizá lo único original reside en presentar conjuntamente los principales retos y debates sobre el darwinismo que han surgido en las últimas décadas, algo que nadie ha intentado. Sí se me puede acusar de sesgado en mi enfoque del mismo modo en que lo son otros textos, aunque en sentido opuesto. También me ha motivado el intento de ofrecer una posición coherente en todos estos debates a los que creemos que no se ha encontrado alternativa alguna sino meros retoques superficiales a lo que Charles Darwin escribió en una de las principales obras científicas jamás escritas, *El origen de las especies*. Muchos colegas se sienten confusos ante tanto debate abierto y ante continuos asertos en publicaciones de todo tipo de que el darwinismo ha muerto. Pretendo contribuir modestamente a defender que la mayoría de los debates no están bien planteados, y que la teoría de la evolución por selección natural dista mucho de estar en crisis.

Para demostrarlo, me voy a basar, en parte, en conocimientos y teorías de la Ecología Evolutiva. Por ello, el primer capítulo presenta esta disciplina incomprensiblemente poco tenida en cuenta por algunos críticos del darwinismo. En el segundo se hace una defensa de la utilización del adaptacionismo como herramienta de trabajo en Ecología Evolutiva. El estudio de las adaptaciones de los organismos a su medio tiene una historia muy antigua, probablemente anterior a los escritos de Aristóteles. Dicho estudio inspiró la propuesta por Darwin de la selección natural para explicar la adaptación como alternativa al "diseño divino". El adaptacionismo, que no es más que determinar cómo están diseñados los organismos para sobrevivir y reproducirse en su medio, es actualmente la base de la Ecología Evo-

lutiva y una fuente de continuas confirmaciones de la importancia de la selección natural. El tercer capítulo hace un breve repaso a la multiplicidad de críticas recientes a la teoría de la selección natural, e intenta explicar sus razones aparentes u ocultas. Entre ellas, las más recurrentes, como la peregrina idea de que la teoría es sólo una tautología o la de que el azar es incapaz de explicar el diseño perfecto de los organismos, son fácilmente desmontadas, y dada la insistencia de sus promotores sólo pueden deberse a una incomprensión de las bases de la propia teoría. Además intento demostrar que la teoría no presupone un rechazo de la posibilidad de cambiar la sociedad, como siempre ha temido la izquierda, sino que es, en el peor de los casos, políticamente neutra, o incluso puede aplicarse para reformar la sociedad. Los capítulos cuarto a séptimo se exponen respuestas a críticas basadas en datos paleontológicos o en perspectivas macroevolutivas, todas ellas defendidas, entre otros, por el paleontólogo Stephen J. Gould, uno de los más conocidos y vehementes críticos de la importancia evolutiva de la selección natural. Ni las grandes extinciones, ni los patrones macroevolutivos, ni la explosión de diversidad del Cámbrico contradicen como se ha pretendido a la teoría de la selección natural, sino que sugieren una variación a lo largo de la historia de la vida en la intensidad de la selección y en la magnitud de sus efectos.

Los capítulos octavo a décimo presentan las críticas basadas en la biología del desarrollo, la plasticidad fenotípica y las teorías sobre complejidad y autoorganización. Según algunas versiones desinformadas, la nueva biología del desarrollo postula limitaciones en la ontogenia que impiden el funcionamiento de la selección natural y le hacen el trabajo a la evolución "gratis". Como veremos en el capítulo octavo, no hay nada más alejado de la realidad. La genética del desarrollo o Evo-Devo es actualmente uno de los más firmes pilares del darwinismo al explicar

cómo se crea en realidad la variación fenotípica sobre la que actúa la selección. En el capítulo noveno podemos observar que, dada la comprobada enorme plasticidad del desarrollo que da lugar a los fenotipos o variantes de organismos que están sujetos a selección natural, más que limitaciones parecen existir casi ilimitadas posibilidades para que la selección actúe. Por último, la ciencia de la complejidad y autoorganización se presenta como una "física de la biología" sin haber planteado ningún principio físico nuevo y sin explicar ni la adaptación ni la diversificación de los seres vivos.

El capítulo 11 plantea las confusas críticas a la teoría darwinista enunciadas por los partidarios de la simbiosis y el intercambio de material genético entre organismos. Sus argumentos dejan claro que, sin selección, ni la simbiosis ni el intercambio de genomas prosperarían. El capítulo 12 desmonta el argumento de la presunta ausencia de explicación de la especiación por parte de Darwin conocida como "lo único que no explicó Darwin en su libro fue el origen de las especies". Sin embargo, sí ofreció una explicación, que, aunque no sea la más generalmente aceptada, parece cada día más plausible en ciertos casos de especiación. En el capítulo decimotercero se presenta la nueva versión del lamarckismo basado en la epigenética, y que simplemente extiende la variación fenotípica hasta los mismos cromosomas. Esta variación epigenética es, en realidad, parte del fenotipo de las células o de los organismos, pero se requieren cambios en genes reguladores para modificar evolutivamente su acción. El capítulo decimocuarto plantea la idea de la importancia del azar o de la contingencia en la evolución enunciada por Gould como alternativa a la predecibilidad derivada de la selección natural, y presenta la idea contraria sobre la relevancia de la convergencia adaptativa y el hallazgo de soluciones similares por parte de distintos organismos a problemas comunes planteados por el ambiente. El capítulo decimoquinto

trata los problemas del altruismo, Gaia y la escasez de genes para explicar la complejidad de los organismos. El capítulo decimosexto repasa brevemente la importancia en muchos procesos de funcionamiento de los seres vivos del principio de variación aleatoria y selección por el ambiente en lugar de la instrucción directa por el mismo. Este aparente "darwinismo universal" parece implicar que la instrucción directa no es generalmente viable como motor de procesos de adaptación. Y para finalizar, en el epílogo se resume el planteamiento general del libro. La vigencia del darwinismo sigue en pie y no tiene fecha de caducidad. Al igual que la teoría de Copérnico sobre el Sistema Solar, la teoría de Darwin sobre evolución por selección natural es potencialmente inmortal.

1
ECOLOGÍA EVOLUTIVA: LA HISTORIA NATURAL CONSCIENTE DE SÍ MISMA

> Las objeciones actuales a la teoría de Darwin se refieren únicamente a los medios particulares por los que se ha producido el cambio de las especies, no al hecho de dicho cambio. Los objetores intentan minimizar el papel de la selección natural y subordinarlo a las leyes de la variación, del uso y desuso, de la inteligencia y de la herencia. Éstas reposan principalmente en las relaciones externas y vitales de unas especies con otras en un estado natural —en lo que ha sido bien llamado por Semper la "fisiología de los organismos"—, más que en la anatomía o fisiología de los órganos. (Alfred Russell Wallace, 1889)

1.1. El algoritmo inevitable de la selección natural

Lo que Wallace denomina en la cita anterior la "fisiología de los organismos" como base de la teoría de la selección natural es lo que hoy llamamos "ecología". Aunque las disciplinas englobadas en lo que Wallace denominaba la anatomía y fisiología de los órganos han sido cruciales en el estudio de la evolución durante el siglo XX, lo que quería decir en la cita anterior era que no se podía prescindir de la ecología en dicho estudio. La ecología como ciencia está en la base misma de la teoría evolutiva al ser la heredera de una buena parte de la historia natural que dio lugar a las principales teorías evolutivas y al tratar las interacciones entre organismos y su medio, que son las que resultan en selección natural.

La selección natural es un mecanismo de cambio evolutivo basado en tres premisas:

1. Existe variación fenotípica entre organismos de una misma población que afecta a sus capacidades de sobrevivir y reproducirse en un ambiente concreto (la variación fenotípica se refiere a la variación en rasgos

observables que afectan de algún modo a la vida de los organismos).

2. Esta variación es heredable, es decir, se basa en la variación genética (inobservable y con efectos sobre la vida de los organismos sólo a través del fenotipo) que se transmite entre generaciones de forma directa (reproducción asexual) o mediada por el sexo (recombinación e intercambio genético en la reproducción sexual).

3. Existe una inevitable competencia por recursos limitados entre organismos debido a la reproducción incesante de los mismos.

La competencia entre organismos no significa una lucha sangrienta entre los mismos por legar descendientes a las futuras generaciones, como se ha interpretado a veces, sino algo tan difuso como que ciertos individuos saben utilizar mejor los nutrientes obtenidos o desplazarse más rápidamente que otros, y terminan por dejar más descendientes (así, la competencia puede darse entre individuos entre los que no ha existido contacto alguno). Dadas estas tres premisas, se cumplirá necesariamente que la distribución de fenotipos (y por tanto de genotipos) cambiará en el transcurso de las generaciones, lo que se llama *evolución por selección natural*. La dirección del cambio será hacia fenotipos de mayor éxito en términos de descendencia, portadores de capacidades heredables que afectan a dicho éxito. Este silogismo[1] o algoritmo implacable (Dennett, 1999) está basado en que en todos los ambientes existirá algún recurso limitante del que dependen los organismos para sobrevivir y reproducirse eficazmente, lo que llevará a competencia directa o indirecta entre los organismos de la población por dicho recurso (puede ser un refugio, alimento, miembros del otro sexo, etc.), y a que

muchos rasgos fenotípicos pueden afectar a las capacidades competitivas de los organismos y por tanto a su éxito en la supervivencia y la reproducción. A escala geológica, estos cambios harían irreconocibles a los ancestros de los organismos existentes en una determinada época y, sin embargo, existe una unión intergeneracional directa entre ellos. Como bien ha señalado Richard Dawkins en su entretenido libro *The Ancestor's Tale* (2004), podemos retroceder en el tiempo de generación en generación desde cualquier habitante actual del planeta (incluidos los lectores) hasta los primeros seres vivos de hace cuatro mil millones de años sin que haya ninguna ruptura de la continuidad reproductora. Es muy difícil imaginar que el silogismo antes mencionado no se dé en todo momento, dada la enorme variabilidad fenotípica existente en la mayor parte de las poblaciones, la determinación genética más o menos directa de la mayoría de los rasgos observables y el hecho inamovible de que los recursos del ambiente son finitos. Esta última lección se nos ha olvidado a los habitantes del llamado "primer mundo" porque no tenemos en cuenta que vivimos a costa de los recursos finitos del planeta, por lo que nuestra forma de vida se basa en la falta de recursos de la mayor parte de la humanidad y en una futura crisis para generaciones venideras, y así como en la reducción drástica de los recursos para el resto de los seres vivos (la llamada "crisis de la biodiversidad").

1.2. ¿Qué es la ecología?

El término *ecología* fue introducido en 1866 por uno de los primeros discípulos de Darwin fuera de Inglaterra, Ernst Haeckel, para designar a "la economía doméstica de la Naturaleza". Con ello se refería a todas las interacciones entre organismos debidas a la búsqueda y obtención de los recursos necesarios

para sobrevivir y reproducirse. La ciencia económica de Malthus, Ricardo y Marx desarrollada en los siglos XVIII y XIX trataba de estas interacciones exclusivamente entre humanos, pero es evidente que los organismos se encuentran envueltos en una maraña complejísima de interacciones con otros organismos y con el medio físico (el suelo, el agua, el clima) que pueden ser igualmente definidas como económicas. Pero la ecología como disciplina científica tiene raíces mucho más antiguas que lo que la definición de Haeckel nos puede hacer suponer. Mayr (1998) ha expresado acertadamente el carácter de la ecología como "la historia natural consciente de sí misma". La historia natural no es otra cosa que el estudio de la vida de los organismos, animales y plantas en su medio natural, y es una actividad humana que se remonta a la noche de los tiempos. No es cierto por tanto que el objetivo fundamental de la historia natural fuera la catalogación de los seres vivos, como frecuentemente se afirma, ya que desde Aristóteles, la historia natural definida como tal contemplaba el estudio de cómo desarrollaban su vida los organismos en asociación con su medio. Pero el estudio de los pueblos cazadores-recolectores actuales y del pasado que dependen y dependían directamente del conocimiento de su medio para obtener alimento y defenderse de amenazas, indica que la historia natural ya era practicada por nuestros ancestros humanos más remotos. Observar y poder predecir la conducta de animales presa y depredadores o competidores potenciales, y conocer y predecir la distribución y abundancia de plantas nutricias, son actividades íntimamente ligadas a la supervivencia de los pueblos cazadores-recolectores. Podríamos decir que la historia natural, y su heredera la ecología, es una de las disciplinas científicas más antiguas, aunque el método científico no se utilizara y muchos conocimientos se envolvieran en el mito y la leyenda.

FIGURA 2. Ernst Haeckel (1934-1919) fue uno de los primeros seguidores del darwinismo en Europa y el que acuñó el término *ecología* como disciplina que trata la "economía doméstica de la naturaleza". Originó otras ideas influyentes, como la recapitulación de la filogenia en la ontogenia, pero confundió el darwinismo con adaptación directa al medio sin tener en cuenta la fuente de variación.

1.3. La ecología de sistemas sin evolución

La ecología en cuanto a su marco conceptual puede dividirse en la ecología que intenta describir procesos y funciones de todos los componentes de los ecosistemas, y aquélla que intenta explicar el funcionamiento de los organismos en su medio como producto de su historia evolutiva. La primera aplica ideas derivadas de la física, de la teoría de la información o de otras disciplinas ajenas a la biología, a su intento por sintetizar y describir la enorme complejidad de las interacciones ecológicas, e incluye a los componentes abióticos con los que interactúan los organismos. Padece, en cierta medida, un síndrome calificado por Ernst Mayr (1982) como "la envidia a la física". Este síndro-

me consiste en aspirar a una mera cuantificación matemática de procesos y a no tener en cuenta el principal aspecto de los seres vivos no explicable por las leyes de la física: que están en continua evolución por selección natural. La aplicación de las teorías de flujos de información a las relaciones ecológicas por el brillante ecólogo Ramón Margalef (1977, 1978) es un ejemplo de esta ecología de sistemas. Se basa en el concepto de ecosistemas, conjuntos de organismos y sus relaciones entre sí y con el medio físico en una determinada área geográfica de imprecisos límites. En ocasiones se habla de ecosistemas globales, como la pluviselva tropical o la tundra ártica; otras veces de los ecosistemas del Sistema Central o del Himalaya, y otras hasta del ecosistema representado por un arroyo o un bosque de alguna localidad. El intento por describir los principales ecosistemas del mundo a escala global mediante modelos de flujo de materia y energía en la década de 1960 por diversas organizaciones científicas (el IBP o Programa Biológico Internacional) fue quizá el mayor esfuerzo de la ecología de ecosistemas, y resultó muy costoso pero decepcionante en cuanto a resultados que no fueran meras descripciones reflejadas en complejos diagramas de flujo. Su versión más global es la teoría de Gaia planteada por James Lovelock (1993), en la que el planeta entero es contemplado como un ecosistema único regido por interacciones tendentes a mantener condiciones apropiadas para la existencia de vida en general. Los conceptos y métodos desarrollados por la ecología de sistemas dominan todavía el estudio de la vegetación, las aguas dulces (limnología) y la biología marina (oceanografía biológica).

El principal problema conceptual de esta ecología es que, como acertadamente ha señalado Mayr (1998) "un ecosistema no posee el carácter unitario e integrado que cabría esperar de un auténtico sistema". Es muy difícil delimitar un ecosistema y cuantificar en él todas las interacciones evolutivas que se están

produciendo aparte de meros flujos de materia y energía cuantificados más o menos detalladamente. Un ejemplo del carácter descriptivo de esta ecología es el estudio de la sucesión ecológica, que es el patrón de aumento de complejidad estructural y ecológica (mayor número de interacciones) de la vegetación con el paso del tiempo en zonas inalteradas por los seres humanos o por desastres naturales. Así, los pastizales se convierten progresivamente en matorral, y luego en bosques cada vez más densos y complejos, en procesos que han sido interpretados por algunos ecólogos de la vegetación como idénticos a la maduración de un organismo a lo largo de su desarrollo. La sucesión se debe en realidad a efectos de las relaciones ecológicas de plantas y animales que acaban modificando las condiciones de vida para sí mismas y para otras especies. Los cambios en las condiciones microclimáticas y las alteraciones del suelo impuestas por las plantas o los procesos de polinización de flores y dispersión de semillas por animales favorecidos en un determinado estadio de sucesión terminan por facilitar la colonización por especies que se benefician inevitablemente de estos cambios. Estos cambios, alteraciones y procesos son resultado de la evolución y adaptación de los organismos a su medio, y no pueden ser entendidos sin estudiar los resultados de la selección natural, algo ajeno a los conceptos en los que se basa la ecología de ecosistemas y a las ideas sobre tendencias inevitables en flujos de información.

1.4. La ecología de sistemas con evolución

Los modelos sobre construcción de nichos e ingeniería de ecosistemas propuestos por Odling-Smee *et al.* (2003) ofrecen la mejor oportunidad de un marco teórico evolutivo a la ecología de ecosistemas. Estos modelos incorporan los elementos

abióticos (no vivos) de los ecosistemas, como agua, componentes minerales o atmósfera, al estudio de las interacciones evolutivas. Los organismos modifican en cierta medida su llamado nicho ecológico, que incluye a los elementos abióticos necesarios para sobrevivir y reproducirse (por ejemplo, las lombrices modifican las propiedades y estructura del suelo por su actividad, los castores los flujos de agua mediante la construcción de presas), y estas modificaciones afectan tanto a los propios organismos modificadores como a muchos otros organismos con los que comparten el ecosistema. Estos efectos se expresan como cambios en la selección natural que ejerce el medio biótico y abiótico sobre todos los organismos, ya sean modificadores o no. Tal modificación por parte de los organismos de sus condiciones de vida fue inicialmente propuesta por el genetista Richard Lewontin en 1983 como contraparte al clásico planteamiento darwiniano de efectos unidireccionales del medio sobre los organismos a través de la selección natural. Según Lewontin existe una relación de dos sentidos entre medio y organismos, de forma que los organismos modifican su medio, el cual termina por afectar a su posterior evolución por selección natural. Barnard (1984) utilizó esta idea para explicar la conservación del fenotipo en el registro fósil o estasis (véase capítulo 6). Posteriormente ha sido convertida en la teoría de construcción de nichos por los biólogos teóricos Odling-Smee *et al*. (2003) en su expansión de la teoría de la selección natural. En estos modelos, la selección natural previa favorece que los organismos en cada momento modifiquen en cierta medida su entorno ecológico, representado por otros organismos y por el medio físico, y estos cambios terminan por modificar a su vez a las presiones de selección natural que moldean la evolución futura de los componentes biológicos de los ecosistemas, organismos modificadores incluidos. De este modo, la selección natural se modifica a sí misma en un círculo completo de interacciones entre

organismos y ambiente físico y biológico. La teoría de construcción de nichos contribuye a una expansión del estudio de la selección natural y a reforzar su papel evolutivo, al incluir entre las presiones selectivas que la originan efectos previos de su acción sobre los organismos.

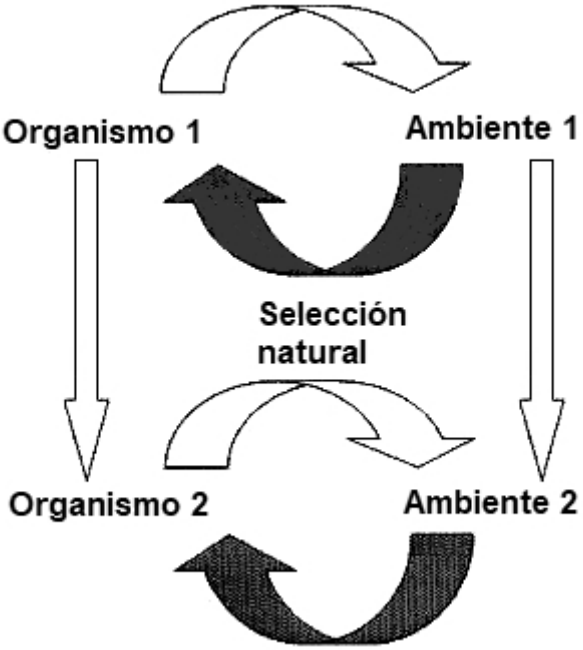


FIGURA 3. Modelo simplificado de construcción de nichos en el que el ambiente favorece cambios en los organismos por selección natural (*flecha gris*), que a su vez determinan cambios en el ambiente por construcción de nichos (*flecha blanca*), cambios que son legados a las siguientes generaciones (*de tiempo 1 a tiempo 2*) en forma de presiones selectivas, de igual modo que lo son los genes. La construcción de nichos en cada momento evolutivo es el producto de la selección natural previa (*la flecha blanca en el tiempo 2 es producto de la flecha gris en el tiempo 1*). El ambiente incluye a todos los elementos abióticos de los ecosistemas (sucio, atmósfera, agua, etc.). Estos modelos permiten incorporar los elementos abióticos a la evolución de ecosistemas.

1.5. Ecología y "ecologismo

Si la ecología es la heredera de la historia natural practicada durante siglos, e incluso posiblemente de la forma de estudiar la naturaleza de nuestros antepasados y contemporáneos cazadores-recolectores, las tendencias recientes en un mundo sobreexplotado por la humanidad han conducido al término ecología a una popularidad confusa, al haberse convertido para muchas personas en una actitud política o en la bandera de un movimiento social que sólo en ocasiones se basa en los conocimientos aportados por los ecólogos. El llamado "movimiento ecologista" (en otros países se le llama más adecuadamente "ambientalista") se ha apropiado del nombre de una disciplina científica para reivindicar un cambio en la explotación humana de los recursos, lo que implicaría un cambio en la ecología de la especie humana y por ende en los tiempos actuales en la ecología del resto de las especies. Pero para ello rara vez se basa en los conocimientos adquiridos por la ciencia ecológica. Presupone la existencia del llamado "equilibrio ecológico", una especie de *statu quo* difícil de definir. La lección de la ecología es que los equilibrios no existen, sólo un continuo flujo de interacciones motivado por cambios evolutivos. La economía de la naturaleza a lo largo de la historia evolutiva ha sido brillantemente expuesta por el paleontólogo Geerat Vermeij (2004) como una secuencia de procesos de competencia, cooperación, explotación y disrupción de procesos que rara vez terminan en equilibrios estáticos. El "ecologismo" es pues más un conjunto de utopías políticas sobre benignos equilibrios entre la humanidad y el planeta, que una doctrina basada en la ciencia de la ecología. Esta utilización de la ecología por el movimiento ambientalista o "verde" de finales del siglo XX se ha traducido en su explotación por los poderes económicos con fines publicitarios. Actualmente los detergentes, la carne de pollo, la agricultura o la industria son "ecológicos" si mantienen un moderado nivel de producción o utilización de contaminantes. De hecho,

a nivel popular el nombre *ecología* está tan ampliamente mal utilizado que se puede dar la batalla semántica por perdida. Pero incluso dentro de la ecología científico-académica caben muchos matices, y la amplitud de su campo de estudio la hace propensa a una expansión desbordada (Mayr, 1998). Ecología es prácticamente toda la biología de los organismos actuales por encima del nivel molecular, celular o de tejidos, que no es sistemática o taxonomía. Incluso la imbricación de la morfología, la fisiología y la inmunología con la ecología han conducido a subdisciplinas híbridas. La genética de poblaciones y la genética cuantitativa tienen fuertes vínculos con la Ecología Evolutiva, pero mantienen su autonomía conceptual, teórica y metodológica.

1.6. Naturalistas como ecólogos

Dado el antiguo pedigrí de la ecología y su importancia ancestral, podríamos preguntarnos por qué pasó partir de los siglos XVI y XVII, justo cuando se iniciaba en Occidente la revolución científica con Galileo, Descartes y Newton, a un inmerecido segundo plano. El estudio de los organismos se centró a partir de entonces en las ideas mecanísticas y reduccionistas de Descartes (lo que dio lugar a la fisiología) o en la clasificación de los organismos con John Ray y Linneo, mientras que el estudio de la economía de la naturaleza apenas recibía atención, con honrosas excepciones en el siglo XVIII (entre ellas Buffon y el propio Linneo). Fue la teoría de la selección natural de Darwin la que le devolvió a la historia natural un cierto protagonismo, ante las protestas de los físicos y químicos que la calificaban como una ciencia carente de leyes universales, y por tanto irrelevante, más bien parecida al coleccionismo de sellos. Darwin fue ante todo un gran naturalista, con una elevada capacidad de

observación, generalización y síntesis de miles de observaciones realizadas por él y sus innumerables corresponsales. Sólo un naturalista podía haber desarrollado una teoría tan general, sencilla y brillante sobre el funcionamiento de la evolución como la teoría de la selección natural. De hecho, el codescubridor de la teoría (aunque la descubrió cuando Darwin llevaba décadas desarrollándola), Alfred Russel Wallace, era otro gran naturalista. Tanto la variación de rasgos entre individuos de una misma población como el parecido entre ascendientes y descendientes y la dura lucha por la vida son fenómenos apreciables por naturalistas, cazadores-recolectores o ganaderos, pero muy difíciles de apreciar por quien no observa con detenimiento la naturaleza, bien porque no depende de ella para vivir, bien porque está imbuido de la religión de la supremacía humana y no manifiesta ningún interés en el estudio de los restantes organismos (la mayor parte de las élites económicas, políticas e intelectuales ahora e históricamente).

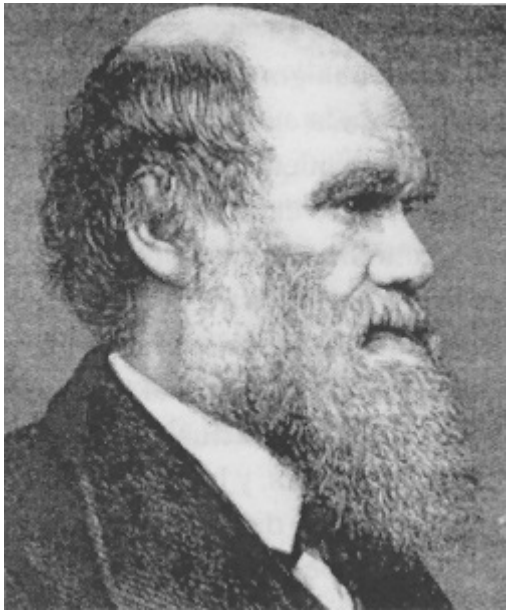


FIGURA 4. Charles R. Darwin (1809-1882), naturalista, biólogo experimental y pensador, creó una de las teorías científicas más poderosas jamás planteadas: la evolución por selección natural.

Si el estudio de la variación genética es necesario para entender la importancia de la transmisión de caracteres heredables entre generaciones, y los estudios del desarrollo son necesarios para comprender la producción de la variación fenotípica sobre la que trabaja la selección, la ecología nos describe la operación misma de la selección sobre los fenotipos en su medio ambiente físico, biológico y social. Biología del desarrollo (lo que antes se llamaba Embriología), Genética y Ecología son las tres disciplinas fundamentales para estudiar las tres premisas básicas en las que se sustenta la teoría de la selección natural. Es imposible revisar la teoría darwinista, sin tener en cuenta los resultados de la ecología. La principal lección que nos ofrecen los estudios ecológicos es que todos los organismos están implicados en una complejísima trama de interacciones con otros organismos y con su medio, lo que determina una actuación continua, aunque con intensidad variable, de la selección natu-

ral. Como expresó Haeckel en 1869, "la ecología es el estudio de todas las complejas interrelaciones que Darwin consideraba condiciones de la lucha por la existencia". Según los resultados de la ecología, la estabilidad o falta de cambios que observamos en los fenotipos en tiempo real es la consecuencia de procesos de selección que operan sobre todos los aspectos de su funcionamiento, y no la dejación de la selección, como algunos paleontólogos interpretan (Eldredge, 1995). Por otro lado, una imagen completa de los procesos evolutivos necesita el punto de vista ecológico para incorporar la complejidad de las interacciones entre fenotipos y ambiente. Si lo que evoluciona realmente son los patrones de desarrollo, ello ocurre porque dan lugar a fenotipos que deben competir en un complejo entramado ecológico (capítulo 8).

La genética contribuyó a rescatar la teoría de Darwin hacia la segunda década del siglo xx, una vez se comprendió que la herencia mendeliana no estaba reñida con cambios evolutivos graduales. Para entonces algunos biólogos consideraban a la teoría darwinista como irremediablemente pasada de moda. Los brillantes genetistas Ronald Fisher, John Haldane y Sewall Wright se aplicaron en demostrar matemáticamente que la genética no estaba reñida con el darwinismo. Durante las siguientes décadas, taxónomos y naturalistas como Ernst Mayr y Julian Huxley y paleontólogos como George G. Simpson se unieron a la escuela de genetistas de Theodosius Dobzhansky, interesados en la historia natural de los organismos, para promover la llamada *Síntesis Moderna* entre darwinismo y genética. Sin embargo, la ausencia de contribuciones de biólogos del desarrollo a esta síntesis fue notable y probablemente restó fuerza a la iniciativa. Sin un conocimiento sobre cómo la variación genética se traduce en variación fenotípica que puede interactuar con el ambiente, la síntesis estaba coja. Esta ausencia no ha empezado a remediarse hasta las últimas décadas del siglo xx.

1.7. El redescubrimiento de la Ecología Evolutiva

En las décadas de los años sesenta y setenta del pasado siglo, la ecología, o una buena parte de sus practicantes, redescubrieron por fin las ideas originales de Darwin sobre adaptación, variación, selección sexual e implicaciones evolutivas de la conducta tras muchos años de parálisis teórica y práctica. Surge entonces la Ecología Evolutiva como una disciplina pujante y atractiva, y el conocimiento sobre la evolución de patrones demográficos, comportamientos y coevolución entre distintos organismos crece exponencialmente. Se crean departamentos en todas las universidades importantes de los países científicamente desarrollados con el nombre de Ecología y Evolución o Ecología Evolutiva. Se puede decir que desde Darwin no se había producido un salto cualitativo tan importante en el conocimiento de la vida de los organismos en su medio como hasta esta reciente explosión. Sorprendentemente para los que piensan en un crecimiento sostenido y gradual del conocimiento científico, hay que volver a Darwin para casi todos los avances, ya que muchas veces las ideas que se comprueban actualmente habían sido ya esbozadas por el fundador. Desgraciadamente, la Ecología Evolutiva parece alcanzar cierta preeminencia cuando los objetos de estudio empiezan a desvanecerse lentamente ante nuestros ojos en una imparable crisis de desaparición de hábitats y poblaciones y de extinciones encubiertas de especies enteras. La trama de las relaciones ecológicas empieza a deshacerse al irse perdiendo miles de eslabones. Probablemente una buena parte de las poblaciones de animales y plantas que estudiamos hoy los ecólogos son "muertos vivientes" o fantasmas del pasado, al borde mismo de la mayor implosión de la vida desde el Cretácico. La Ecología Evolutiva se va transformando en *biología de la conservación* en un intento vano por

ofrecer soluciones a la imparable destrucción determinada por insaciables necesidades humanas en un mundo de recursos finitos. La lucha por la vida descrita por Darwin se va haciendo demasiado dura para una gran parte de organismos carentes de recursos, recursos que van siendo acaparados por una sola especie. La selección natural funciona demasiado lentamente para muchas especies incapaces de adaptarse a la apisonadora humana.

2
ADAPTACIONISMO: DEMOSTRANDO EL FUNCIONAMIENTO DE LA SELECCIÓN NATURAL

> Las generalizaciones en biología que han conducido de forma consistente al descubrimiento de nuevos fenómenos son aquéllas englobadas en la propia teoría de la selección natural. La insistencia de la teoría evolutiva en la universal inexorabilidad de la selección en convertir efectos en adaptaciones, aunque en ocasiones estigmatizada como panglosiana por su compromiso con la adaptación, ha conducido repetidamente al descubrimiento de fenómenos notables e inesperados. Ello no debería sorprendernos, ya que la teoría de la selección natural encarna el único conjunto de leyes —estrictas o no— que se pueden descubrir en biología. (Alexander Rosenberg, 2000)

2.1. El cómo y el porqué

Existen en biología dos corrientes o tendencias básicas que se pueden clasificar por la pregunta fundamental que plantean al abordar un determinado problema: la biología del *cómo* y la biología del *porqué*. Las disciplinas del cómo intentan explicar el funcionamiento de la maquinaria de los seres vivos, ya sean tejidos, órganos, células o moléculas, y comprenden la medicina, la fisiología, la embriología, la citogenética y la bioquímica. Pero el funcionamiento y estructura de toda esa maquinaria es el resultado de procesos evolutivos que explican su existencia. Las disciplinas del *porqué* intentan explicar el funcionamiento de los organismos y su historia precisamente como resultado de la evolución, y dilucidar "por qué" son así y no de otra manera. Las disciplinas que incorporan abiertamente el enfoque evolutivo del *porqué* como la ecología, la etología, la sistemática, la filogenia, la biología evolucionista del desarrollo (*Evo-Devo* según el término inglés), la paleobiología o la antropología, deben incluir hipótesis sobre mecanismos evolutivos entre sus supuestos básicos. En ocasiones se escucha a biólogos que practican estas disciplinas eludir la cuestión del porqué y pre-

tender pasarse a la corriente del *cómo*, pero ello suele ser un vano intento por reivindicar la ausencia de marcos teóricos, como si ello redundara en una mejor calidad de la investigación. Pero incluso los biólogos del cómo olvidan a veces que, oculta bajo la pretendida asepsia de observar a la naturaleza sin anteojos teóricos, se esconde siempre alguna hipótesis sobre la evolución del funcionamiento de la maquinaria estudiada. Rascando bajo la pátina ateórica de mucha fisiología y bioquímica se suele descubrir la "ingeniería a la inversa" (*sensu* Dennett, 1999) derivada de la expectativa de una optimización de procesos que sólo puede haber resultado de procesos evolutivos. El descubrimiento del funcionamiento de la circulación sanguínea por William Harvey es un ejemplo de ingeniería a la inversa derivada de una idea sobre la perfección de los organismos por diseño divino. Algunos médicos, fisiólogos y bioquímicos han optado recientemente por abrazar sin paliativos un enfoque evolutivo en sus investigaciones. Las obras sobre medicina evolutiva (Nesse y Williams, 2000) y bioquímica adaptacionista (Hochachka y Somero, 2002, Cornish-Bowden, 2004) son ejemplos de esta tendencia a no seguir escondiendo los supuestos básicos de las disciplinas del *cómo* bajo la alfombra de la asepsia ateórica, y para reivindicar el *porqué* del *cómo*.

2.2. ¿Investigación sin hipótesis?

Es evidente que sin una teoría no se pueden proponer hipótesis científicas comprobables, y que actualmente no existe ninguna teoría alternativa a la de la selección natural que nos permita plantear hipótesis en ecología (Mayr, 1998). La idea de que se puede basar una investigación en la hipótesis nula, es decir, que las cosas son como son porque sí o por simple azar, está reñida con el funcionamiento de la ciencia, como nos han in-

dicado los filósofos de la ciencia (Kuhn, 2000; Popper, 1985). El inductivismo puro (extraer generalizaciones de multitud de datos recogidos sin ninguna idea previa) no es una forma de hacer ciencia, y de hecho siempre ronda alguna idea sobre cómo deberían ser las cosas en la mente de cualquier investigador, aunque lo niegue. La toma de datos requiere un conocimiento acerca de qué tipo de datos hay que recoger, dónde, cómo y cuándo. El diseño previo de la investigación requiere hipótesis *a priori*, por lo que es muy difícil que exista inductivismo puro en ciencia. El propio Darwin contestó a la pregunta de si los naturalistas deberían observar a la naturaleza sin ninguna hipótesis previa declarando que si no tenían una hipótesis era mejor que se metieran en una gravera y contaran las piedras para entretenerse. El método científico real es el de plantear hipótesis sobre la base de teorías ya existentes basadas en observaciones obtenidas en el curso de otras investigaciones previas, e intentar comprobar sus predicciones mediante una toma de datos sistemática y orientada. Es decir, la ciencia es un proceso sin fin en el que se encadenan las hipótesis y los datos que dan lugar a nuevas hipótesis y a nuevos datos. Hay que mencionar que la idea postmoderna de que no hay datos objetivos que sean independientes de los propios investigadores, es antitética con la ciencia y una auténtica vía muerta para la investigación, como han demostrado Sokal y Bricmont en su obra *Imposturas intelectuales* (1999).

2.3. El adaptacionismo sin teleología

La biología evolutiva utiliza la única teoría válida en la actualidad para entender la diversidad de procesos y formas de vida existentes, la teoría de la selección natural de Darwin. Como señala el filósofo de la ciencia Alexander Rosenberg en la

cita al inicio del capítulo, no existe ningún otro conjunto de generalizaciones en biología que tenga la generalidad de leyes científicas. El resto son modelos que explican el funcionamiento concreto de una serie limitada de procesos, con excepciones siempre a la vuelta de la esquina (Rosenberg, 2000). Los ecólogos utilizan una herramienta heurística de gran valor, empleada desde Aristóteles formalmente y probablemente ya antes de modo informal por los pueblos que dependían de un conocimiento detallado de su medio para sobrevivir. Esta herramienta es el adaptacionismo, y consiste en suponer que las formas y funciones observadas en los seres vivos están destinadas a cumplir un fin beneficioso para los organismos implicados, al contribuir de algún modo a su supervivencia y reproducción. Este supuesto fue explicado científicamente por Darwin muchos siglos después de que influyera sobre la forma de entender la naturaleza de nuestros antepasados.

La adaptación de los organismos a su medio ha sido una observación común de los seres humanos que llevó a Aristóteles a plantear su existencia como debida a causas finales (en términos filosóficos esto es teleología o explicación de algo por su finalidad). Cualquier explicación científica actual descarta de plano la existencia de causas finales, porque las causas deben anteceder a los efectos. El cumplir o no con una finalidad no puede explicar lógicamente la existencia de un rasgo previo. Sin embargo, el pensamiento teleológico caracterizó al estudio de la adaptación hasta la llegada de Darwin. Estaba claro para cualquiera que observara a un insecto polinizando una flor que la forma y estructura de la flor cumple la finalidad de atraer a insectos y asegurarse la transmisión del polen y la fertilización por polen de otras flores. ¿Cómo podía la finalidad reproductora explicar la forma antes de la polinización? Para Darwin, la existencia de adaptaciones en cada momento se debe al funcionamiento de la selección natural en el pasado favoreciendo ca-

pacidades heredables. Es la existencia de herencia la que explica por qué parece que los organismos están programados para realizar objetivos durante su vida, pero las capacidades heredables que determinan si se cumplen mejor o peor los objetivos son previas al cumplimiento, y su existencia se debe a efectos sobre éxito o aptitud de los organismos en el pasado. El biólogo evolucionista Ernst Mayr lo ha explicado mediante el término *programa genético*. Igual que un ordenador parece cumplir finalidades que explica su funcionamiento, en realidad existe un programa previo diseñado por especialistas que explica el funcionamiento del ordenador. Ya sea por los razonamientos de los programadores o por el mecanismo ciego de la selección natural, los programas diseñados previamente explican por qué los ordenadores y los organismos cumplen con determinadas finalidades. Por tanto, la flecha del tiempo no se invierte y no existe teleología real en la biología.

2.4. El adaptacionismo como motor de la investigación en biología

En 1979, Stephen Gould y Richard Lewontin publicaron un sonado artículo científico en el que criticaban duramente al adaptacionismo como forma de abordar el estudio de la evolución. Utilizaban la mordaz sátira del enciclopedista Voltaire sobre las ideas de otro filósofo, Leibniz, personificadas en el personaje del Dr. Pangloss en la obra *Cándido*. Para Pangloss todo lo existente tenía sentido y era bueno y útil (por ejemplo, la nariz estaba diseñada para sujetar las gafas y las piernas para rodearse de pantalones). Gould y Lewontin criticaban la aproximación de que todo lo observable en los organismos servía al fin de favorecer el éxito de su portador y proponían que muchos rasgos observables eran neutros en términos de aptitud y

eran producto de limitaciones o restricciones debidas a los procesos del desarrollo, leyes físicas o planes ideales de construcción de los organismos (del alemán *Baupläne*). Esta crítica dio mucho que hablar, y Gould escribió repetidamente sobre su devastador efecto en los ingenuos practicantes del adaptacionismo "panglossiano". Muchos ecólogos reaccionamos en principio positivamente a esta crítica al pensar que podía contribuir a aumentar las precauciones y evitar las hipótesis adaptacionistas demasiado rebuscadas, permitiendo así depurar el campo de hipótesis débiles sobre adaptación. Más tarde comprobamos que era sólo una de las primeras andanadas en una sistemática campaña de Gould por reducir al mínimo la importancia de la selección natural en el pensamiento y la práctica evolucionista. Las importantes contribuciones del adaptacionismo nunca eran reconocidas por Gould y sus seguidores, y algunas hipótesis antiadaptacionistas del propio Gould tenían tan escaso sustento como las que criticaba.

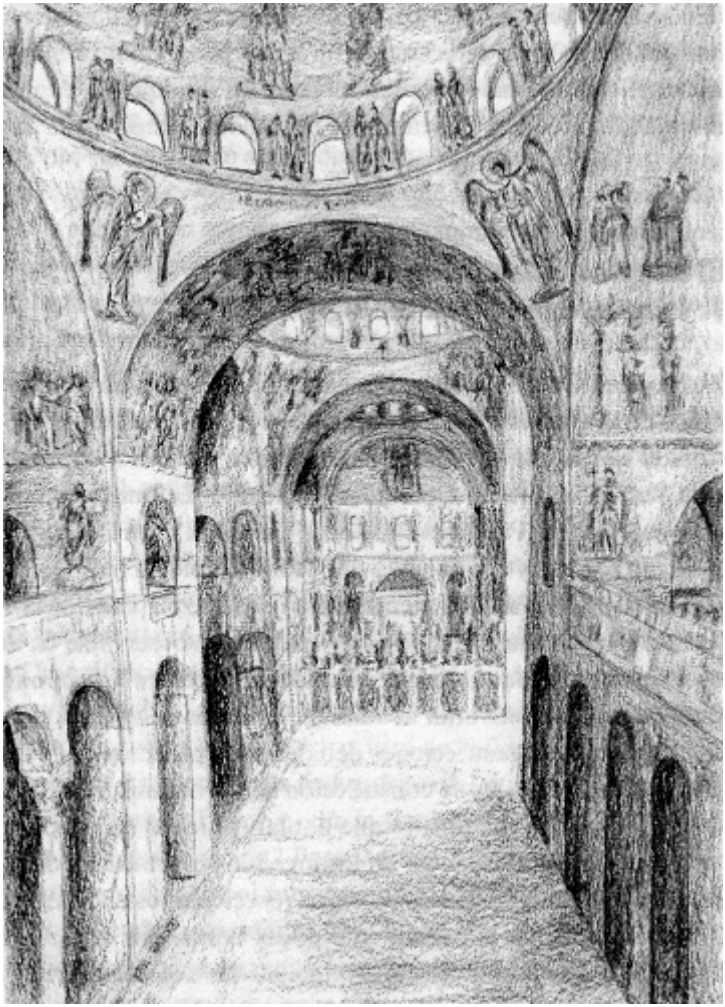


FIGURA 5. Las pechinas de la catedral de San Marcos en Venecia, que dieron lugar a la metáfora de Gould y Lewontin sobre estructuras (morfologías) que no habían sido diseñadas por los arquitectos (selección natural), sino que eran un subproducto de la unión de dos arcos, eso sí, diseñados. Sin embargo, siguiendo con la metáfora, la creación artística sobre estos lienzos de pared puede haberlos hecho insustituibles e imposibles de eliminar. Tengamos en cuenta que, en lugar de lienzos planos sobre los que poder pintar, se podrían hacer convexos o cóncavos de muchas maneras. Su forma precisa podría depender de una selección creada por un ambiente determinado de expresión artística.

Sin embargo, la evidencia demuestra que las críticas al adaptacionismo no han hecho mella en los que lo practican, como

señala el ecólogo del comportamiento John Alcock (2001) en su defensa del enfoque darwiniano en el estudio de la conducta animal. Las revistas científicas de mayor prestigio están repletas de hipótesis adaptacionistas, y disciplinas enteras como la ecología del comportamiento se basan en el estudio de la adaptación. De hecho, los antiadaptacionistas utilizan frecuentemente hipótesis adaptacionistas para descartarlas o las incluyen en sus trabajos sin darse cuenta. En ocasiones, la forma de disimular el componente sobre adaptación en un argumento es proponer que el rasgo cumple una determinada función pero que su existencia no se debe a ello sino al azar o a alguna que otra limitación durante el desarrollo. Sin la hipótesis adaptacionista inicial, el estudio no sería siquiera imaginable. Al plantear limitaciones a la selección natural, los antiadaptacionistas caen en ocasiones en la vaguedad y debilidad argumental criticada en sus contrarios. Frecuentemente, el argumento antiadaptacionista se parece un poco a "no me digas algo tan descabellado como que tal o cual estructura o proceso es una adaptación". Con ello parece zanjarse el debate. Por ejemplo, se mantiene sin base empírica que la diferencia entre los rinocerontes africanos y asiáticos en el número de cuernos, dos o uno respectivamente, "obviamente" no puede ser adaptativo, sin tener en cuenta que en las especies asiáticas los machos pelean con los incisivos inferiores y no con los cuernos, como en las africanas. Lo que es obvio puede no serlo tanto después de un estudio exhaustivo. Está claro que no hay alternativa heurística (aquello que facilita el descubrimiento) sin la propuesta de un mecanismo alternativo, como señaló el propio Richard Lewontin un año antes de publicar su trabajo con Gould: "Los biólogos están obligados a cumplir el programa adaptacionista extremo, porque las alternativas, aunque indudablemente operativas en muchos casos, no son comprobables en casos concretos".

2.5. ¿Qué es una adaptación?

Para cumplir el programa adaptacionista, extremo o no, hay que contar con una definición de *adaptación*. Existen numerosas definiciones de adaptación que podemos clasificar en operativas (basadas en variación entre organismos actuales), o históricas (que tienen en cuenta la historia evolutiva del rasgo estudiado). Las definiciones operativas, es decir no históricas, de adaptación permiten circunscribir los problemas derivados de la historia evolutiva concreta de cada estructura o proceso. La más utilizada en ecología, formalizada por Hudson Reeve y Paul Sherman (1993), es que una adaptación es una variante fenotípica que resulta en la mayor aptitud o eficacia biológica de entre un conjunto específico de variantes en un determinado ambiente. Para comprobar si un determinado rasgo es una adaptación hay que comparar variantes dentro de una población en cuanto al rasgo y los efectos de esa variación en el éxito reproductor en cada variante. La variación observable puede deberse a variación genética, a variación ambiental o a una mezcla de ambas. Si la variación es fundamentalmente genética hay que explicar por qué se mantiene y no se ha eliminado por selección natural. Ello puede ocurrir por creación continua de nueva variación debido a mutaciones, por efectos múltiples de genes que afectan a rasgos con distintos efectos sobre la aptitud y que frenan la acción de la selección, o a interacciones entre genes y ambiente. Esta definición es la base de una buena parte del estudio de las adaptaciones de los organismos actuales comprendido por la ecología evolutiva. Se centra en explicar el mantenimiento actual de estructuras, procesos y conductas, no en su origen histórico. Por supuesto, muchas adaptaciones no se pueden estudiar así dada la ausencia de variación; por ejem-

plo, los ojos son una adaptación para ver pero no hay variación en el rasgo dado su carácter crucial para sobrevivir.

En contraste, las definiciones filogenéticas de adaptación sólo contemplan como tales a estructuras, procesos y conductas que han surgido de nuevo en los organismos estudiados y no han sido heredadas de sus ancestros evolutivos. Por ejemplo, el ojo en los mamíferos es un órgano que ya poseían los ancestros reptilianos de los mamíferos. Según las definiciones filogenéticas propugnadas por ciertos biólogos partidarios del estudio de la evolución mediante la comparación entre taxones (p. ej., Brooks y McLennan, 1991), el ojo no es una adaptación en los mamíferos a pesar de haberse conservado a lo largo de millones de años por selección estabilizadora (selección que conserva los caracteres). Una prueba de que tenemos ojos porque cualquier regresión de los mismos sufre selección contraria, es que los mamíferos que viven bajo tierra y no los necesitan sufren una regresión de los ojos que llega hasta la pérdida total de visión (topos, ratas-topo y otros mamíferos excavadores). Uno de los papeles principales de la selección natural ha sido el de conservar rasgos y los genes que los afectan (véase capítulo 14).

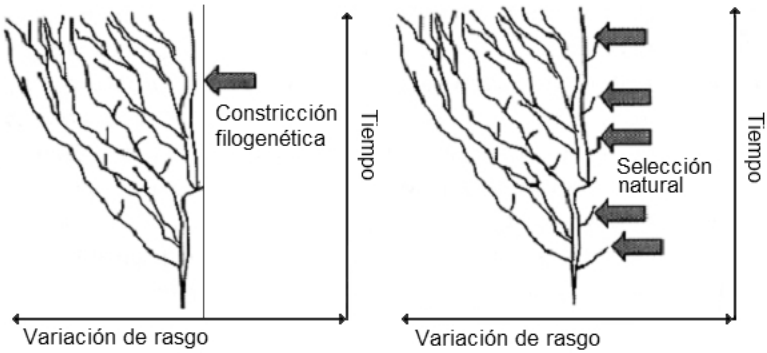


FIGURA 6. A la *izquierda*, modelo sobre evolución de caracteres limitada por una constricción absoluta (*línea vertical*) que impide la evolución del rasgo hacia la derecha, y a la *derecha*, modelo alternativo en el que la selección natural elimina continuamente cualquier tendencia a moverse hacia la derecha actuando sobre embriones o sobre fenotipos adultos. Si observamos variación sesgada, no es necesariamente evidencia de constricciones del desarrollo.

La definición filogenética es pues excesivamente restrictiva, y no tiene en cuenta que la selección natural opera conservando y manteniendo estructuras, procesos y conductas y no sólo modificándolas. Stephen Gould y Elisabeth Vrba (1982) han propuesto que muchos rasgos que hoy son estudiados como adaptaciones surgieron en la evolución para cumplir otras funciones que las actuales, y han propuesto el término exaptación para dichos rasgos. Sólo rasgos que fueron seleccionados para cumplir sus actuales cometidos serían adaptaciones, según esta definición histórica. Otros autores como los fisiólogos evolucionistas Peter Hochachka y George Somero (2002), han argumentado convincentemente que esta distinción depende de cómo se defina el rasgo estudiado. Por ejemplo, la existencia de la molécula glicerol en las células probablemente surgió en un contexto de metabolismo energético, pero no para permitir tolerancias al frío o a la desecación, que es la función que cumple actualmente. Sin embargo existe toda una maquinaria celular para controlar la concentración de glicerol en contextos de es-

trés térmico o hídrico que sólo ha podido ser seleccionada para cumplir cometidos de tolerancia a estrés ambiental. Si definimos el rasgo "existencia de glicerol" como los mecanismos responsables de controlar su concentración y no sólo como la existencia de la molécula en las células, entonces los beneficios del glicerol en cuanto a resistencia y tolerancia a estrés pueden ser considerados como resultado de una adaptación. Las alas de los pingüinos (a menudo llamadas aletas) proceden de alas para volar, pero ahora sirven para la natación y el buceo. Si definimos alas como extremidades usadas para volar serían una "exaptación", porque los pingüinos proceden evolutivamente de aves voladoras, pero si incluimos en el concepto de alas de los pingüinos a todas las modificaciones morfológicas que han permitido que cumplan su actual cometido, las alas de los pingüinos son adaptaciones para el desplazamiento en el agua. Algunas definiciones, como la propuesta por el biólogo evolucionista George Williams en su obra pionera *Adaptation and Natural Selection* (1966) se centran en estructuras, procesos o conductas de una complejidad y especialización tal que requieren postular una función determinada para explicar su existencia y no pueden ser explicadas por azar, asociación a otros caracteres o limitaciones físicas. Esta versión dura del adaptacionismo no contempla como adaptaciones a estructuras y procesos menos dramáticos observados en organismos actuales y de función desconocida, pero que pueden estar siendo mantenidos por selección natural. Al no abordarlos, deja fuera del estudio de la adaptación a muchos fenómenos que no han sufrido selección intensa direccional o que apenas han experimentado cambios desde su origen. Dada la ausencia de cualquier hipótesis alternativa predictiva diferente a la del mantenimiento de procesos por selección natural para explicar la variación observada, una gran parte de dicha variación quedaría fuera del campo de estudio de la biología evolutiva según esta versión estric-

ta del adaptacionismo. Cuando me refiero a hipótesis predictivas, no estoy negando la existencia de efectos de la deriva genética (el azar en los cambios genéticos) o de limitaciones debidas a los mecanismos de transmisión genética, sino que ellos no permiten establecer predicciones claras en cuanto a asociaciones del carácter con el éxito o la aptitud de los organismos.

2.6. Las restricciones filogenéticas o del desarrollo

Gould y Lewontin apelaron a las limitaciones o restricciones filogenéticas como alternativa a la selección natural. Con ello se referían a que los organismos heredan pautas de desarrollo desde el cigoto hasta la fase adulta que no permiten la posibilidad de muchos cambios y que restringen la dirección de los cambios posibles. El mentón humano no sería una adaptación, como algún "panglossiano" hubiera podido pensar, sino el producto de invariables pautas de crecimiento de determinadas partes de la mandíbula inferior. Por qué determinadas pautas de desarrollo son invariables y otras aparentemente no, no es normalmente explicado por los partidarios de las restricciones filogenéticas, algo que Darwin, en su libro sobre domesticación y variación (1868), sí intentó hacer respecto a la sorprendente maleabilidad de los animales domésticos sometidos a selección por sus dueños. Basta comparar un perro pekinés y un San Bernardo o un *pony* y un caballo percherón para sospechar de muchas apelaciones a restricciones del desarrollo. Los restriccionistas han recurrido normalmente a principios estructuralistas para explicar la forma durante el desarrollo sin tener en cuenta los genes (Alberch *et al.*, 1979), una línea de investigación históricamente sustentada en la filosofía idealista alemana de Schelling y Goethe. Por cierto, este tipo de teorización sobre embriología parece haberse prácticamente extinguido después

de su auge hace tres décadas, como señala Peter Lawrence (2004) en un irónico comentario sobre la teorización ajena a la experimentación.

Aun así, en ocasiones no se plantean modelos estructuralistas, sino que se afirma sencillamente que lo que se observa es producto de una restricción filogenética, con lo que aparentemente se zanja el debate. Pero ello no responde a la pregunta planteada sobre la base mecanística de estas restricciones a nivel celular o molecular, y, por tanto no hace avanzar el conocimiento. Si existen dichas restricciones a la adaptación, veamos cuáles son, cómo funcionan durante el desarrollo y qué procesos fisiológicos o bioquímicos están implicados, como han señalado Reeve y Sherman (1993). Probablemente, en muchos casos nos demos cuenta, al abordar dicho estudio, de que las restricciones filogenéticas tienen una base adaptativa, dado que cualquier alteración en determinados procesos del desarrollo los haría más ineficientes. Es decir, las restricciones en un nivel se deben a adaptaciones a niveles más básicos del funcionamiento de los organismos. Los que propugnan la importancia de limitaciones debidas al desarrollo consideran a los procesos del mismo como inmutables y no contemplan alternativas. ¿Podrían ser estos procesos de otra manera? ¿Cómo funcionaría el desarrollo embrionario o larvario si estos procesos supuestamente inmutables fueran de otro modo? Aunque observar mecanismos alternativos puede ser difícil, existe la posibilidad de modelarlos. Es difícilmente explicable por qué algunos biólogos del desarrollo se han mostrado tradicionalmente reacios a utilizar una herramienta tan poderosa como el adaptacionismo. Una posible explicación es que muchos suponen que sólo el fenotipo del adulto, la última fase del desarrollo, está expuesto a la selección. En realidad, todas las fases del desarrollo, desde el cigoto hasta la edad madura reproductiva, están constantemente sometidas a selección (véase capítulo 8).

2.7. Ingeniería a la inversa

El filósofo Daniel Dennett (1999) ha descrito el enorme potencial de una aproximación adaptacionista sensata que define como "ingeniería a la inversa": si encontramos una máquina o instrumento, intentamos determinar su funcionamiento por la posible función que debió de tener en mente el ingeniero que la diseñó y construyó. Si encontramos una estructura o proceso biológico, lo más sensato es partir de que es un producto de la selección natural, y por tanto, cumple un beneficio en términos de éxito reproductor o supervivencia para el o los organismos implicados. Dependiendo del beneficio postulado, se podrán establecer diferentes hipótesis que podrán comprobarse empíricamente. Descartar hipótesis es tan beneficioso heurísticamente como confirmarlas. La hipótesis nula, es decir, que el proceso o estructura no es producto de la selección natural ni cumple por tanto función beneficiosa alguna para los organismos implicados, no conlleva predicción concreta alguna y representa una vía muerta para la investigación. La alternativa a este adaptacionismo sensato es describir el funcionamiento del proceso o estructura en términos estrictamente afuncionales y sin plantear hipótesis alguna. Como señalaba Rosenberg (2000) en la cita al inicio del capítulo, el avance en nuestro conocimiento que ha aportado el enfoque adaptacionista ha sido fundamental en ciertas ramas de la biología y ofrece explicaciones intelectualmente más satisfactorias al explicar el *cómo* a través del *porqué*.

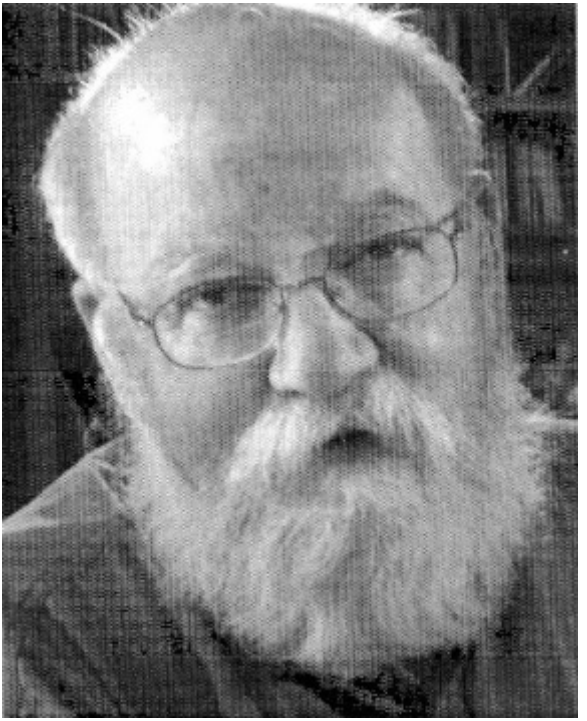


FIGURA 7. Daniel C. Dennett, el filósofo actual que mejor ha explicado las bases del darwinismo y del adaptacionismo como método científico. Fuente: Daniel C. Dennett, *Breaking the Spell*, 2006.

3
ANTIDARWINISMO: SOBRE TAUTOLOGÍAS, IMPROBABILIDADES Y FALACIAS

> Todas la aplicaciones de teorías que proceden del campo de las ciencias naturales a distintos aspectos de la sociedad, de la civilización y de la cultura, despiertan frecuentemente una reacción asociada a la creencia de que el estudio y la parcial explicación con método científico, de formas de comportamiento y de organización humanas es socialmente peligroso, porque se supone que conduce a aceptar como naturales muchas injusticias y a quitar trascendencia a la conducta pecaminosa. (R. Margalef, 1977)

3.1. A vueltas con la tautología

La impresión que uno tiene al leer obras como la de Javier Sampedro *Deconstruyendo a Darwin* (2002) es que el adaptacionismo, la selección natural y el darwinismo han muerto y han sido enterrados por un grupo de científicos heterodoxos que incluyen a Stephen Gould, a Lynn Margulis y a algún portavoz de la ciencia de la complejidad como Brian Goodwin. En esta versión deconstructiva, todo vale en supuesta heterodoxia, desde el "orden gratuito" (Kauffman, 1993; Goodwin, 1998) y la "adquisición de genomas" (Margulis y Sagan, 2003) a los "monstruos esperanzados" (Goldschmidt, 1940), el "equilibrio puntuado" (Eldredge y Gould, 1972) o la propia "Gaia" (Lovelock, 1993). Y ello a pesar de que muchas de estas propuestas se contradicen entre sí. El sector editorial español se muestra proclive a publicar textos sobre la defunción del darwinismo, que incluyen mitos desbancados hace años como el de la tautología darwinista (Vallejo, 1998), o estudios de algún lamarckista francés (Chauvin, 2000). Un ejemplo de este sesgo divulgativo en España es que se traducen y publican incluso las obras más técnicas de Stephen Gould (2004), mientras que muchas de autores más "ortodoxos", como John Maynard Smith, George Williams o William Hamilton, son olvidadas. Este sesgo cultural es digno de ser estudiado, pero probablemente esté asociado al

pecado original del llamado *darwinismo social* (en realidad debería llamarse *lamarckismo* o *spencerismo* social dada su falta de consonancia con el darwinismo científico), así como al supuesto carácter reaccionario que pueden tener las teorías biológicas sobre la conducta humana.

Darwin calificó inicialmente a su idea como "la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida" en el título de su inmortal obra. Con el término razas se refería a variedades de individuos dentro de una misma población cuya frecuencia aumentaba debido a la posesión de rasgos y características que conducían a un mayor éxito reproductor en una determinada coyuntura evolutiva. Más tarde utilizó la definición "supervivencia de los más aptos" basándose en la expresión del influyente filósofo británico Herbert Spencer. Spencer había desarrollado toda una filosofía basada en un progreso inevitable de los seres vivos y de las sociedades humanas hacia una mayor perfección, progreso basado en la eliminación de los peor adaptados (que en las sociedades humanas equivalía por argumento circular a los peor dotados económicamente). Este carácter de progreso inevitable era mucho más afín a las ideas del evolucionista francés Lamarck (capítulo 13) que a las ideas de Darwin. De hecho, Darwin nunca simpatizó con las aplicaciones filosóficas de su teoría planteadas por Spencer. En cualquier caso, el empleo por Darwin de la definición de "supervivencia de los más aptos" conllevó uno de los clásicos argumentos críticos contra el darwinismo por parte de filósofos y científicos, y su popularización por parte de medios intelectuales ávidos de contrarrestar la teoría de la selección natural. El argumento se basa en que la expresión es una tautología que no se puede demostrar, es decir, que es un argumento circular que, en términos lógicos, no se sostiene. Viene a decir que la aptitud se define por la supervivencia presente y la supervivencia presente por la aptitud, es decir, que la definición spenceriana de

la selección natural es en términos lógicos una pescadilla que se muerde la cola. El carácter tautológico se debe a que no existe ningún corte temporal entre la estima de la aptitud y la propia supervivencia. Hasta el importante filósofo de la ciencia Karl Popper cayó en el error de atribuir esta característica a la teoría darwinista. Para él y para muchos científicos, una teoría que no se puede comprobar empíricamente al estar basada en una tautología no es una teoría científica.

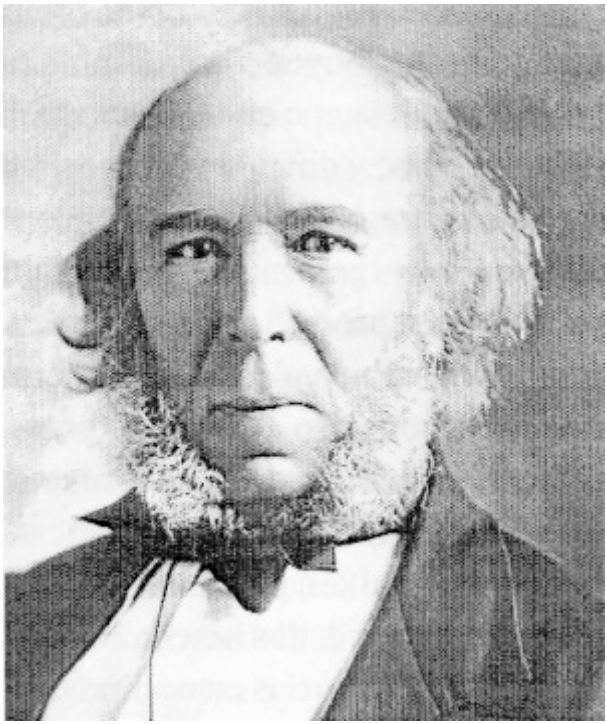


FIGURA 8. Herbert Spencer (1820-1903) fue el principal responsable de ciertas malas utilizaciones políticas del darwinismo al plantear un proceso evolutivo ortogenético hacia cumbres insospechadas de perfección humana, pasando, cómo no, por la etapa de la Inglaterra victoriana. En realidad, sus ideas sobre el desarrollo humano eran profundamente lamarckistas.

Pero esta crítica está basada en una incorrecta comprensión de lo que quiere decir la teoría y la propia expresión "supervivencia de los más aptos". Para Darwin, como bien señala el evolucionista teórico Richard Michod (1999), supervivencia se re-

fiere a la preservación de determinadas características heredables que afectan al éxito reproductor a lo largo de la evolución. No es ser "apto" en abstracto lo que sobrevive o se preserva, según Darwin, sino determinadas características que contribuyen a mejorar las capacidades competitivas de los individuos de una población en un contexto de recursos limitados. Ser o no "apto" es algo impreciso y difícil de definir sin basarse en propiedades heredables concretas en un espacio y momento concretos. Estas propiedades concretas existen en los organismos en cada momento porque en el pasado contribuyeron al éxito reproductor de sus ancestros. Dada la normal recurrencia de las condiciones ambientales, lo que determinó éxito en el pasado sigue normalmente determinando éxito en el presente, y se preserva o sobrevive evolutivamente. El enunciado "supervivencia de los más aptos" quiere decir que las capacidades heredables explican la aptitud y que la aptitud explica las capacidades heredables, pero ello no es circular porque la aptitud presente depende de las capacidades heredables, que en sus frecuencias en cada momento resultan de diferencias en aptitud en el pasado. Las características que determinan la aptitud presente son un legado del pasado, es decir, hay una distancia temporal entre lo que determina la aptitud presente (que se encuentra en el pasado) y la supervivencia presente. La existencia de una adaptación concreta en un organismo no se explica por sus efectos sobre la aptitud en ese momento, sino que los organismos poseen capacidades adaptativas en el momento por los efectos que dichas capacidades tuvieron sobre la aptitud de sus ancestros en ambientes del pasado y por la similitud entre ambientes en el transcurso del tiempo. El corte temporal entre lo que determina la existencia de las capacidades y su contribución observable a la aptitud presente elimina cualquier circularidad lógica.

¿Quiénes sobreviven?	Los más aptos
¿Quiénes son los más aptos?	Los que sobreviven

¿Quiénes sobreviven?	Los individuos con capacidades heredables a, b, c...
¿Quiénes son los más aptos?	Los individuos cuyos ancestros en medios similares alcanzaron un mayor éxito por poseer las capacidades heredables a, b, c.

FIGURA 9. Falsa tautología del darwinismo, *arriba*, y su solución, *abajo*. Los individuos portan características que ayudaron a sus ancestros a reproducirse. Si lo hacen hoy es por la herencia, y sus efectos sobre la aptitud se deben al normal parecido entre las condiciones ambientales para distintas generaciones. No hay circularidad lógica, porque el éxito presente se debe a la selección natural en el pasado.

Darwin quería explicar la existencia de capacidades heredables en los organismos por su contribución al éxito reproductor, es decir, a la producción de descendientes más o menos similares (la supervivencia en sí misma sin efectos sobre la reproducción no tiene repercusiones evolutivas), no definir una vaga entelequia llamada *aptitud*. Los biólogos evolutivos intentan esclarecer si determinadas capacidades heredables observadas hoy día son adaptativas por su contribución al éxito actual, presuponiendo que si existen no es por dicha contribución, sino por cómo contribuyeron al éxito de los ancestros de los organismos actuales bajo el supuesto de que los cambios ambientales son lentos y que lo que hoy contribuye al éxito, también lo hizo en el pasado cuando dichas adaptaciones fueron seleccionadas. Es indudable que si el medio cambia rápidamente, las capacidades heredables que contribuyeron a la aptitud en el pasado pueden no hacerlo en el presente. Su existencia sólo se puede explicar intentando deducir cómo sería el medio en que evolucionaron. Como el propio Popper reconoció finalmente, no hay circularidad lógica en el enunciado de la teoría

de la selección natural si se entiende lo que Darwin quería decir. Ello lo podía haber sospechado dado el enorme poder explicativo de la teoría en todos los aspectos de la biología. Sólo personas insuficientemente documentadas siguen trayendo todavía a colación el argumento sobre la circularidad lógica de la selección natural.

3.2. De chimpancés novelistas, aviones autoensamblados y otras improbabilidades

Existe otro tópico en contra de la teoría que ha sido aireado por filósofos y físicos, y que se basa en la incomprensión total del meollo de la misma. Es el conocido argumento de que postular que las finísimas adaptaciones de los organismos a su medio son producto del azar y de la selección es como si un chimpancé mecanografiara *El Quijote* a base de teclear al azar sobre una máquina de escribir, o aquello de que es "como si un vendaval pasara sobre un montón de piezas metálicas y electrónicas y construyera un Boeing 747". Los símiles utilizados varían, pero la idea es la misma: es totalmente improbable que un proceso tan dependiente de la aparición azarosa de variación apropiada, como el postulado por Darwin, pueda construir lo que hoy observamos entre los organismos vivos. Este argumento no tiene en cuenta, precisamente, que la selección permite que se acumulen pequeñas mejoras y no parte continuamente de cero. Aunque la variación en el material genético es producida por azar, la selección viene determinada por el ambiente ecológico de los organismos y favorece cualquier mejora por pequeña que sea. Disponiendo de suficiente tiempo y de suficiente constancia ambiental, los cambios acumulados pueden determinar adaptaciones sorprendentes como el ojo de tantos organismos, el sonar de los murciélagos, o el exquisito ajuste de la

morfología de algunas flores a la de sus polinizadores. Estos argumentos sobre probabilidad han sido tan rotundamente desmontados en los libros de Richard Dawkins que no es necesario insistir en el tema. Sólo hay que entender lo que significa la selección natural para comprender que si cada pequeña mejora se preserva durante muchas generaciones, los cambios se irán acumulando en la dirección favorecida por el ambiente. Es la selección, precisamente, la que confiere orientación al cambio evolutivo, y así trasciende a la contingente producción de variación. La incomprensión de la profundidad del tiempo evolutivo ha sido otro lastre para la teoría. El número de generaciones de cualquier organismo que puede transcurrir en un millón de años es enorme (decenas de miles para los organismos más longevos), y estamos hablando a menudo de decenas y centenares de millones de años.

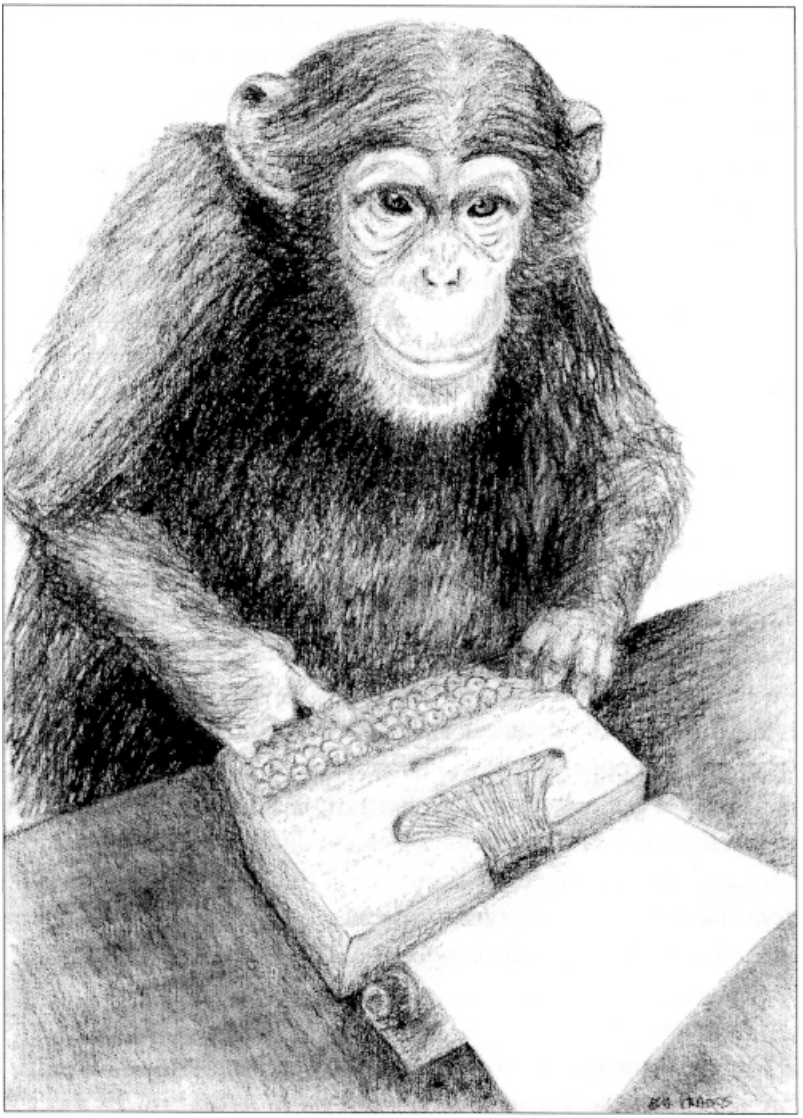
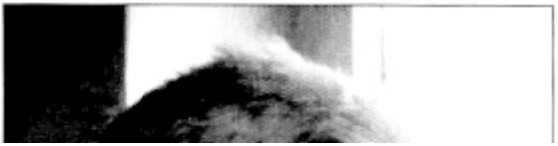


FIGURA 10. El famoso chimpancé intentando escribir *El Quijote* o cualquier obra literaria (la metáfora se adapta al país en cuestión). La supuesta improbabilidad parte, por un lado, de la incomprensión de la capacidad de la selección natural para acumular pequeñas mejoras, y por otro, de la incapacidad humana para apreciar inmensos períodos de tiempo.



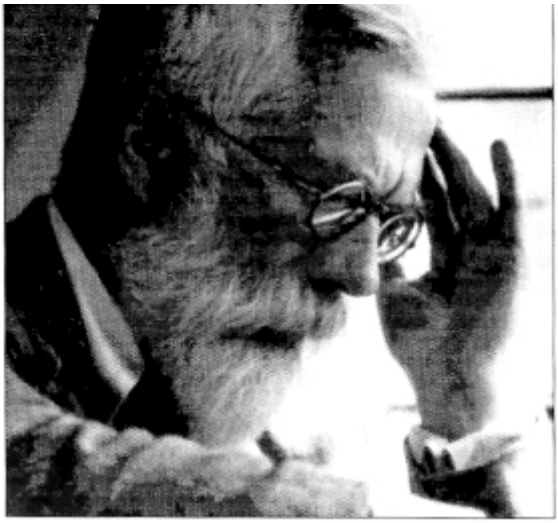


FIGURA 11. El gran estadístico y genetista Ronald Fisher (1890-1962) fue uno de los primeros en formalizar matemáticamente la combinación del poder acumulativo de pequeños cambios genéticos y la vastedad del tiempo evolutivo.

El argumento planteado por algunos físicos y cosmólogos como Fred Hoyle sobre la improbabilidad estadística de todo el proceso evolutivo si sólo actuara la selección natural ha sido mordazmente comentado por el gran genetista y estadístico Ronald Fisher (1930). Fisher calculó la probabilidad de que un hombre vivo en tiempos del rey Salomón tuviera un descendiente en la línea masculina directa hoy día como uno dividido por la inmensa cifra de 10^{44}. Sin embargo, este evento, terriblemente improbable para los contemporáneos del rey Salomón, ha sucedido porque todo hombre vivo hoy tiene ascendientes de aquella época, por no decir ascendientes desde el origen de los seres vivos. Todos tenemos un padre, que a su vez tuvo un padre, que a su vez, etcétera. Al final acabaremos en la famosa sopa primigenia de la que surgieron las primeras moléculas capaces de replicarse a sí mismas. El argumento de Fisher es que no debemos dejarnos llevar por improbabilidades contempladas retrospectivamente. Los cálculos de probabilidad en rela-

ción al futuro y a eventos desconocidos pueden ser de ayuda como en los juegos de azar, pero cálculos de probabilidad *a posteriori*, como los de Fred Hoyle, son poco ilustrativos. La vida tuvo más de mil millones de años para surgir de la interacción entre billones de moléculas en billones de lugares del planeta, lo que permitió la aparición de combinaciones muy improbables *a priori*. Una vez el algoritmo de la selección natural empieza a actuar, las velocidades de transformación se aceleran al permitir la acumulación de pequeñas variaciones favorables heredables. Fred Hoyle también se caracterizó por ridiculizar el confuso pensamiento de los biólogos denominándolo como "danza de abejas" en contraste con la "verdadera ciencia" practicada por gente como él. Ciertos físicos se han caracterizado por equivocarse repetidas veces en sus ataques al darwinismo. Lord Kelvin, que coincidía con Hoyle en que era extremadamente improbable que la vida se hubiera originado en la Tierra, afirmó que Darwin no podía estar en lo cierto respecto a su teoría sobre la selección natural porque el planeta no tenía más de 400 millones de años de antigüedad, tiempo a las claras insuficiente para que hubiera acaecido tanta evolución por selección natural. Darwin, sin conocimientos de física, se aproximó mucho más a la verdadera edad de la Tierra (algunos miles de millones de años) que su insigne y equivocado contemporáneo. Lo que plantea la cuestión de por qué ciertos físicos tienen una idea tan ingenua de la biología cuando no la tienen de su propio sujeto de estudio. Como señala Dennett (1999), muchos físicos echan en falta sencillas leyes de expresión matemática en biología. La selección natural es un procedimiento automático, un algoritmo, que dirige los cambios en sistemas y autorreplicantes en el transcurso de dilatados períodos de tiempo, pero no una ley como la quieren los físicos. Cuando los físicos, y los filósofos influidos por la física, comprendan el funcionamiento de este sencillo algoritmo y la complejidad de los procesos que

permite explicar, habremos avanzado mucho en la mutua comprensión y en el respeto entre disciplinas científicas. Actualmente, un libro escrito por un físico o un astrónomo cuestionando la validez de la selección natural tiene muchas posibilidades de ser publicado y de ser tomado en serio. Un biólogo que escribiera un libro poniendo en cuestión la ley de la gravitación de Newton o los principios de la termodinámica no encontraría una sola editorial dispuesta a publicarlo, y si el libro apareciera sería el hazmerreír de la crítica y provocaría artículos sobre el deplorable nivel cultural de los biólogos. Esta extraña asimetría desaparecerá cuando los físicos en general conozcan a fondo el contenido de la teoría de la selección natural.

3.3. La búsqueda de la cara amable de la evolución

De los tópicos basados en incomprensión o desconocimiento, pasemos ahora a los basados en los prejuicios del mundo intelectual y cultural. Estos prejuicios podrían resumirse en "no puede ser que una teoría basada en un mecanismo ciego, sin miras de mejora alguna más que adaptación a corto plazo, explique la evolución del ser humano y de sus inmensas capacidades intelectuales y morales". Por tanto, y siendo rigurosos, no debería poder explicar tampoco la evolución de nuestros brutos y salvajes coetáneos, los animales, ni siquiera la evolución de las inertes plantas, ni de la vida en general. Tiene que haber algo más, otra cosa, ya sea variación favorable guiada por el ambiente (lamarckismo), evolución dialéctica, evolución tendente a una cooperación universal y benévola (simbiosis, Gaia) o misteriosas leyes de la forma basadas en la física (ciencia de la complejidad). Estos sentimientos se expresan a veces de la forma "aunque el lamarckismo no fuera cierto, debería serlo", o "la simbiosis universal demuestra que esa feroz competencia por

los recursos postulada por Darwin es falsa", o "estos darwinistas no entienden que las formas vivas han surgido espontáneamente por leyes de la física sin necesidad de tanta cruenta competencia". Por supuesto, los que propugnan estas ideas alternativas no expresan estos sentimientos en sus tratados científicos, pero sí en sus entrevistas a la prensa o en sus artículos divulgativos, lo que indica que saben lo que vende en el mundo editorial y periodístico. El mensaje "heterodoxo" es siempre bien recibido por la prensa y el mundo intelectual. La sensación entre intelectuales y humanistas es "a ver si estos heterodoxos nos quitan de encima la idea de que somos seres vivos como los demás, surgidos del mismo mecánico proceso evolutivo".

El prejuicio intelectual está, muchas veces, teñido de un prejuicio político basado en la idea de que el darwinismo es una doctrina defensora de los intereses de los pudientes, ya que surgió de la mente de un burgués victoriano durante el nacimiento de la era industrial. Según esta versión, al preconizar las ideas del economista Robert Malthus (1798) sobre la limitación de recursos en la Naturaleza, y al postular la fuerza conductora de la competencia entre individuos por la propagación reproductora, Darwin no hacía más que expresar su ideología de clase, defensora del *statu quo*, etcétera. Estas ideas sobre la base social y económica de las teorías científicas se aplican a cualquier disciplina que afecte al carácter sagrado de la supremacía humana y a su supuestamente infinita capacidad de progreso, no así a las teorías en física, química o cosmología. Este doble rasero en el tratamiento de las ciencias por los partidarios del carácter ideológico de las teorías científicas identifica cuál es el meollo de lo que se quiere combatir. Lamarck era un "caballero" de su época, pero sus teorías aparentemente no reflejan su clase social. Los partidarios de la simbiosis universal, de la biología dialéctica o de la misteriosa complejidad son tan académicos y burgueses en cuanto a extracción social como cualquier

darwinista, pero a ellos la extracción social no parece afectarles (para vivir de la ciencia hay que ser necesariamente un privilegiado).

Hay que decir, primero, que estos prejuicios nada tienen que ver con la orientación política de los practicantes recientes o actuales del darwinismo. Wallace, codescubridor de la teoría, fue un izquierdista radical para su época. Los genetistas darwinistas Haldane y Maynard Smith fueron marxistas durante gran parte de su carrera científica. El sociobiólogo Robert Trivers colaboró con los Panteras Negras durante la década de los años sesenta. Podríamos seguir enumerando ejemplos de darwinistas de izquierdas, pero basten estos ejemplos para señalar que el darwinismo es una teoría científica defendida por investigadores de cualquier tendencia ideológica. También hay que recordar que el darwinismo fue muy bien recibido por las corrientes políticas más progresistas del siglo XIX, desde liberales reformistas a marxistas y anarquistas. Desde Karl Marx, que quiso dedicar su famoso libro *El capital* a Darwin, hasta el anarquista Piotr Kropotkin en su *Ayuda mutua* (1902), resaltaron la importancia de la lucha por la vida en la naturaleza, pero repudiaron la utilización filosófica y política de la teoría por supuestos discípulos de Darwin como Spencer y Haeckel, que en realidad estaban profundamente imbuidos de conceptos lamarckistas (Ruiz y Ayala, 1999). Marx y Engels quisieron, sin embargo, dejar fuera del campo de acción de la selección natural al ser humano, que era capaz de crear y modelar su propio ambiente, y así, escapar de la limitación de recursos (otros animales también construyen su nicho, como veíamos antes). La brutal lucha por la vida descrita por Marx en las sociedades humanas obedecía a otras leyes desarrolladas por los propios humanos y basadas en las fuerzas económicas. Este corte entre Naturaleza y Humanidad venía a apoyar el paradigma cristiano, y de todas las religiones monoteístas, de la supremacía e indepen-

dencia del ser humano sobre y con respecto al resto de la vida. Marx y sus seguidores no han hecho más que seguir la tradición religiosa, creando una especie de religión humanista basada en las ideas de la Ilustración sobre una casi infinita capacidad del ser humano por progresar intelectual y moralmente hasta un supuesto cénit en la utopía socialista.

La infinita maleabilidad del ser humano representada por la doctrina de la "tabla rasa" (Pinker, 2003), o ausencia de base biológica y heredable en el funcionamiento de la mente humana (el resto de órganos del ser humano se parecen bastante a los de otros animales, por lo que no podemos hacernos ilusiones respecto al hígado o los riñones), representa un problema quizá mayor para los partidarios de las utopías políticas. ¿Quién decide la dirección de transformación de la mente humana? ¿Los partidos de ideología correcta?, ¿o quizá pueda tomar el poder algún político como Hitler y moldearla en sentido incorrecto? Dado el conservadurismo de muchas tradiciones culturales, ¿cuánto se tardará en deshacer un moldeamiento políticamente incorrecto? Como bien resaltó el escritor Bruce Chatwin (1994), "la presencia de un núcleo de instinto inmodificable en el hombre significa que los lavadores de cerebro deben emprender su trabajo de deformación una y otra vez, con cada individuo y cada generación… Y ésta es, al fin, una actividad muy extenuante". La naturaleza biológica del ser humano puede constreñirnos, pero también liberarnos de muchas pesadillas diseñadas por mentes enfermas.

3.4. La falacia naturalista en los críticos ideológicos del darwinismo

La falacia naturalista de que "todo lo natural es bueno" fue denunciada por Darwin y Thomas Huxley (1894) en el siglo XIX

y por darwinistas como George Williams (1989) más recientemente. La falacia naturalista permea todas las críticas a los estudios sobre psicología y conducta humana que parten de la base de un núcleo biológico y adaptativo. Como bien señalaba Ramón Margalef en la cita al inicio de este capítulo, si alguien demuestra que conductas moralmente reprobables tienen presumiblemente una base biológica, la respuesta de progresistas, feministas y humanistas diversos suele ser "los biólogos evolucionistas justifican dichas conductas como naturales y, por tanto, buenas". La demostración por ciertos investigadores de que la selección natural no lleva precisamente a soluciones moralmente intachables, es tomada por los críticos "progresistas" como una justificación de las mismas. Es decir, para los críticos, describir algo natural equivale indefectiblemente a aprobarlo moralmente. Sin embargo, los psicólogos evolucionistas no afirman que lo que describen sea moralmente defendible, ni tampoco que porque exista un fundamento biológico en ciertos comportamientos ello los hace inmodificables basándose en cambios ambientales. Para los críticos, profundamente imbuidos de la falacia naturalista, sólo se deben describir conductas y procesos naturales benignos y éticamente intachables. Todo lo demás se debe a los prejuicios ideológicos de los investigadores. Es evidente que lo que en realidad propugnan es una censura política de la investigación, un nuevo "lysenkoismo" progresista. Cuando Thornhill y Palmer (2000) intentaron explicar, de algún modo, las raíces biológicas de la violación y de los sentimientos de sus víctimas, fueron criticados por el movimiento feminista como si justificaran la violación. En realidad intentaban ofrecer soluciones a un problema tozudo que se resistía a ser remediado por propuestas basadas en la doctrina de la "tabla rasa".

Lo que demuestra el estudio de la base biológica de la mente humana es que hay que contar con una cierta resistencia a eli-

minar ciertas conductas reprobables, y que no podemos confiar en soluciones simples basadas únicamente en la letanía de que son "problemas sociales debidos a la educación y a las instituciones". Se puede ir a contrapelo de la biología, pero con conocimiento de causa. En caso contrario, los "hombres nuevos" creados por métodos más o menos coercitivos revierten rápidamente al estado previo una vez la presión cede. Una visita a la extinta Unión Soviética o a la China actual del enriquecimiento rápido puede ser muy aleccionadora sobre la duración de los "hombres nuevos" creados por impulsos utópicos ajenos a ciertas bases de la conducta humana. En menos de una generación toda la obra reformadora y educativa se deshace como si nunca hubiera existido. Posiblemente, la forma más directa de desmontar los prejuicios políticos en el mundo intelectual es demostrar que la visión biológica sobre el ser humano que subyace en el darwinismo no constituye ninguna amenaza para una comprensión progresista o reformista de la sociedad, como ha demostrado el filósofo Peter Singer en su obra *Una izquierda darwiniana* (2000). De hecho, Darwin (1871) propugnó la cooperación en las sociedades humanas como una adaptación surgida de la competencia entre tribus, argumento retomado por los partidarios de la selección natural entre grupos (véase capítulo 15). El darwinismo puede ser una ayuda y una guía orientadora para saber cómo proceder con las reformas necesarias para reducir al máximo las resistencias debidas a nuestras propensiones biológicas o incluso utilizar dichas propensiones en un sentido que favorezca la cooperación y el altruismo sin caer en el espíritu de grupo y la xenofobia.

3.5. El darwinismo como materialismo y como científico

La falacia naturalista también subyace en la idea de que las relaciones entre organismos, a todos los niveles, se rigen por la cooperación, y que los que describimos fenómenos de feroz competencia por los recursos estamos imbuidos de ideología conservadora o reaccionaria, somos burgueses defensores del sistema, o incluso victorianos trasnochados dado el tiempo transcurrido desde la defunción de la famosa reina. Es decir, para justificar las utopías políticas, hay que demostrar que ya existen hasta en las bacterias, por lo que los injustos sistemas sociales humanos son una aparente excepción que hay que solucionar. A Marx nunca se le hubiera ocurrido justificar sus revolucionarias propuestas por la benignidad de la vida de animales y plantas. Esta reciente aplicación a la biología de utopías políticas tiene un precedente histórico en el anarquista Piotr Kropotkin, para el que los organismos de la misma especie se ayudaban entre sí para defenderse de los de otras especies. Es decir, la vida era competencia para Kropotkin, pero entre organismos de especies diferentes. Para los nuevos biólogos utópicos, ni siquiera existe esta competencia entre especies. Todo es simbiosis y cooperación benevolente, y las bacterias, y hasta los virus, pueden convertirse en modelos de moralidad a seguir (Lovelock y Margulis no llegan a decir tanto pero no desdeñan apoyar argumentos similares en la prensa). La utopía de la simbiosis universal parece más una caricatura de las ideas de la izquierda que una posición filosófica seria.

Por otro lado, existe una contradicción inherente a la biología dialéctica propugnada por un sector marxista filosóficamente más serio que ha apoyado las teorías sobre el origen social y político del darwinismo. Este sector está principalmente representado por el genetista Richard Lewontin y el ecólogo evolutivo Richard Levins. En su obra *The Dialectical Biologist* (1985), resumen la visión marxista y dialéctica de la biología. Uno de sus principales principios es el de contradicción y con-

flicto como motor de los cambios de cualquier sistema. Este principio es ampliamente compatible con la visión darwinista de competencia y conflicto entre individuos dentro de las sociedades animales y de presiones selectivas debidas a parasitismo, depredación y competencia entre especies, pero muchos marxistas parecen olvidar este mensaje para describir un mundo de permanente cooperación (exceptuando, claro está, entre clases sociales humanas) y una visión utópica de un "fin de la historia" sin conflictos ni contradicciones, al igual que las visiones mesiánicas religiosas o el "fin de la historia" decretado por los neoliberales. El principio de contradicción dialéctica subyace a los conflictos entre entes de distintos niveles (genes, individuos, grupos sociales) sometidos a selección natural, conflictos cuya existencia y resolución han sido brillantemente explicadas por Richard Michod en *Darwinian Dynamics* (1999). El cambio permanente propugnado por Levins y Lewontin (1985) es una consecuencia de la selección natural operando en ambientes variables. Muchos darwinistas preconizan que el funcionamiento de la selección natural no puede ser sólo explicado por interacciones entre moléculas, sino que requiere la comprensión de todas las interacciones ecológicas que afectan a los organismos, por lo que la ecología evolutiva no puede reducirse a interacciones entre entes cada vez menores. Esta limitación del reduccionismo también es propugnada por la biología dialéctica. La interacción entre organismo y ambiente defendida por la biología dialéctica y por la teoría de la construcción de nichos antes mencionada (capítulo 1) no contradice al darwinismo, sino que amplía el campo de acción de la selección natural. Si existen múltiples puntos de coincidencia entre esta visión dialéctica y la concepción darwinista, la persistente crítica y oposición marxista al darwinismo sólo puede estar basada en la defensa a ultranza del carácter exclusivamente social de la naturaleza humana propugnado por Marx, y en la religión de la

infinita maleabilidad y perfectibilidad humanas. La base científica de esta idea pseudorreligiosa de la "tabla rasa" está cada vez más en entredicho (Pinker, 2003), por lo que una visión materialista y progresista del ser humano debe abandonarla cuanto antes para poder ofrecer soluciones a los retos sociales actuales y futuros.

La izquierda debe incorporar la evolución por selección natural a sus planteamientos para ser verdaderamente materialista y científica, como lo es la teoría de Darwin. Igual que el darwinismo fue abrazado por las corrientes políticas más progresistas en la Europa del siglo XIX, constituye en el XXI el mejor baluarte científico contra toda veleidad racista o neoliberal. Contra las primeras, el darwinismo demuestra que no hay ni habrá "superhombres", porque todos somos producto de una larguísima historia evolutiva común. Contra los planteamientos neoliberales, el estudio de nuestra biología demuestra que los mecanismos de mercado deben ser controlados, porque las tendencias primarias al enriquecimiento individual no conducen indefectiblemente al bien común como nos dicen, sino a las mayores desigualdades sociales y a la destrucción de los recursos naturales. En contradicción con todas las diatribas sobre el carácter conservador del darwinismo está la evidencia de que los sectores políticos más reaccionarios nunca aceptaron el darwinismo. Ello se evidencia actualmente cuando un amplio sector de la derecha radical en Estados Unidos y Europa ha decidido rescatar del siglo XVIII el "diseño inteligente" por un creador sabio (la antigua "teología natural") y atacar ferozmente a la teoría de la selección natural, negándole su lugar en la enseñanza pública de la biología. El darwinismo nunca fue un instrumento de las clases dominantes, porque no ofrece ningún solaz ni promesa de salvación a los poderosos.

4
LAS GRANDES EXTINCIONES: ¿LA RULETA Y EL INTERRUPTOR?

> En fin, a medida que se le han ido imputando objeciones a la hipótesis del asteroide, ésta se ha ido complicando progresivamente […] Cada vez más, el escenario de Alvarez se asemeja, prematuramente, a un paradigma científico en curso de recambio, al que se le van haciendo sucesivas adiciones con el fin de "salvarlo". (Jordi Agustí, 1994)

4.1. ¿El retorno de Cuvier?

El último capítulo resumía las objeciones al darwinismo basadas en tópicos y prejuicios ideológicos o políticos. En los siguientes vamos a ocuparnos de objeciones científicas basadas en diferentes campos de la biología que han llevado a la idea de que el darwinismo está próximo a ser enterrado debido a las contradicciones y debates internos entre los propios evolucionistas (argumento falazmente utilizado por los creacionistas). Frente a las revisiones de la teoría de Darwin, basadas frecuentemente en la biología del desarrollo o la paleontología, una visión ecológica de la naturaleza nos indica que la mayoría de los resultados presentados como antitéticos con el darwinismo no son tal, y que el papel de la selección natural ha sido obviado por razones diversas. Voy a exponer aquí algunos de los resultados científicos presentados como contradictorios con el papel de la selección natural como fuerza evolutiva fundamental, y argumentos que muestran que, correctamente interpretados, son perfectamente compatibles con el darwinismo.

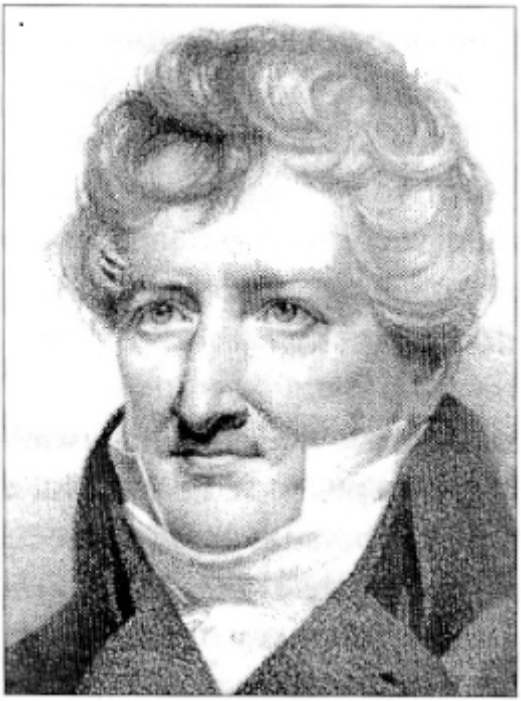


FIGURA 12. El zoólogo Georges Cuvier (1767-1832) postuló grandes catástrofes naturales para explicar la desaparición de faunas fósiles. Actualmente esta idea ha sido resucitada por los nuevos paleontólogos (y físicos) catastrofistas. Sin embargo, ahora mismo estamos inmersos en una gran catástrofe, pero la selección natural sigue actuando.

El brillante zoólogo y paleontólogo Georges Cuvier intentó, durante toda su carrera científica, demostrar la imposibilidad de la evolución, y explicó la sucesión de faunas fósiles como debidas a extinciones masivas, causadas por catástrofes, y a la renovación mediante la inmigración de otros lugares o creación repetida. La visión del mundo de Cuvier era totalmente tipológica y esencialista, algo común en el siglo XIX. Esta visión se caracteriza por que los organismos son meras representaciones físicas de tipos ideales o esencias inmutables cuya variación carece de interés. Ésta es una idea que proviene de los grandes filósofos griegos Platón y Aristóteles, y que fue perpetuada por toda la filosofía posterior y aceptada por todos los científicos

hasta la llegada de Darwin. Es la idea que subyace en la física y que dificulta la comprensión del darwinismo por muchos físicos. Para un esencialista existe algo así como "el león" o "el ruiseñor", es decir, un tipo de animal al que se aproximan los leones y ruiseñores reales, una especie de abstracción estadística como la media o la mediana. Es muy difícil para un esencialista comprender transiciones de un tipo a otro, como requiere cualquier teoría evolutiva. La física es una ciencia eminentemente esencialista, ya que busca principios y leyes sin excepciones que afectan a partículas idénticas. Ello explica las dificultades de algunos físicos para entender la teoría de la evolución. En taxonomía esta tradición esencialista está representada por los especímenes tipo que hay que describir cuando se descubre una nueva especie.

Darwin dio la vuelta a esta visión tipológica de los seres vivos para fijarse en la ingente variación observable entre los individuos de cualquier población. Para él, el tipo era lo de menos, lo importante era la variación. Dado que no existían tipos ni esencias, era perfectamente imaginable que hubiera transiciones graduales entre formas distintas y que las especies fueran descripciones clasificatorias de conjuntos de organismos similares, sin ningún carácter especial y en perpetua transición hacia otras especies. Esta visión poblacional de los organismos es totalmente original en Darwin como bien ha demostrado Mayr (1982) en su historia de la biología. El libro de Darwin (1868) sobre variación de animales y plantas domésticas estuvo explícitamente dedicado a describir pormenorizadamente la enorme variación que aparecía por todas partes en los animales y plantas domesticados. No puede haber nada más radicalmente distinto en biología que fijarse en tipos ideales o, alternativamente, en variación individual en poblaciones. La teoría de la selección natural sólo podía originarse en una mente que prescindiera de cualquier tipo de esencialismo. Aunque la visión

poblacional de Darwin ejerció un poderoso efecto sobre los naturalistas y posteriormente sobre los genetistas, algunas disciplinas como la morfología, la sistemática y la paleontología han arrastrado el lastre tipológico muchas décadas después de la propuesta de Darwin, lastre que todavía pervive de forma soterrada, especialmente en la visión evolutiva de paleontólogos como Gould. El ejemplo más claro de una visión tipológica de la evolución está en el estudio de las grandes extinciones en base al registro fósil. La visión de estos procesos ha recuperado las ideas catastrofistas de Cuvier y aparece como una rémora del pasado con dudosas pretensiones de futuro.

4.2. ¿Malos genes, o mala suerte?

El postulado de los paleontólogos defensores de la importancia de las grandes extinciones (Gould, 1993, Raup, 1991, Ward, 1997) se podría resumir en el siguiente enunciado: "Las grandes extinciones son procesos al azar totalmente ajenos a la selección natural y que condicionan profundamente a la evolución subsiguiente". Como escribe el paleontólogo David Raup, los que se extinguen en uno de esos procesos no tienen malos genes, sino sencillamente mala suerte. La tesis se ha visto apoyada por la evidencia incontestable de repetidas extinciones masivas y geológicamente muy rápidas, y, en el caso de los impactos de meteoritos, por el apoyo de algunos físicos y cosmólogos, interesados en reducir al mínimo la importancia de un proceso como el de la selección natural que no comprenden.

Las extinciones en masa se estudian por la desaparición de grupos enteros de organismos fósiles del registro estratigráfico en períodos tan breves como algunos millones de años (sorprendente "brevedad" para un ecólogo). Los paleontólogos y expertos en grandes extinciones E. G. Kauffman y P. J. Harries

(1996) las describen como "series de episodios de extinción conjuntos, ecológicamente selectivos y a corto plazo (100.000 años). Los episodios están generalmente espaciados entre 100.000 y 500.000 años aunque, en conjunto, llegan a extenderse más allá de intervalos de 1 a 3 millones de años". A pesar de este carácter escalonado y duradero de los procesos detectados por paleontólogos como Kauffman y Harries, en las versiones mediáticas más difundidas, las grandes extinciones se consideran como totales e instantáneas en un modelo que podríamos llamar del "interruptor". Los tipos de organismos clasificados por los paleontólogos en distintos taxones por morfología de estructuras rígidas (caparazones, conchas, esqueletos, etc.) desaparecen de pronto como si se diera al interruptor de una lámpara. Se describe la extinción de géneros, familias, órdenes, etc., como la desaparición de tipos o esencias. Los taxones fósiles se delimitan en base, exclusivamente, a la variación de estructuras rígidas bajo el supuesto de que el grado de variación entre taxones de un cierto rango (p. ej., familias) debe corresponder al grado de variación en taxones actuales del mismo rango. Como veremos más adelante, los rangos taxonómicos son tan arbitrarios para unos como para otros. La conclusión de muchos estudiosos de estas extinciones es que se deben a catástrofes planetarias, y que ninguna adaptación de los organismos permitiría predecir la extinción diferencial de grupos. La extinción opera como la ruleta de un casino, sin permitirnos predecir qué grupos se van a ver más afectados. Un ejemplo de una argumentación confusa en este sentido es que las extinciones masivas no pueden ser anticipadas por los organismos para adaptarse (Gould, 1984). Pero la adaptación, aunque juzgada desde el presente, es siempre un legado del pasado. Ningún organismo puede prepararse para futuras presiones selectivas, sólo responden *a posteriori* adaptándose o extinguiéndose. Como veremos, ni está claro que las extinciones masivas fueran tan

indiscriminadas ni tan rápidas (de tipo "interruptor"), por lo que los cambios ambientales podrían permitir adaptación, ni parece que la visión tipológica de las grandes extinciones ayude mucho al estudio de sus efectos sobre la evolución posterior.

4.3. Frecuencias de extinción: problemas de cálculo

Hay varios temas que raramente se abordan cuando se tratan las grandes extinciones responsables de la pretendida ruleta rusa evolutiva. En primer lugar están los problemas de cálculo de las frecuencias de extinción en que se basa su estudio; en segundo lugar, la selectividad o la falta de ella de estos procesos, y, en tercer lugar, su duración. Veamos primero la fiabilidad de los cálculos de las frecuencias de extinción en el registro fósil. Existe un debate sobre cómo distinguir las extinciones masivas de la extinción de base, es decir, la extinción normal de especies a lo largo del registro fósil. ¿Se trata de eventos debidos a causas cualitativamente diferentes a las que explican la extinción de base, o es más bien el extremo de un gradiente? El paleontólogo Antoni Hoffman (1989) es sumamente escéptico sobre el carácter objetivo de la distinción entre extinción en masa y extinción de base. Según él, la distribución de las frecuencias de extinción de familias de animales marinos por millón de años, se parece más a una distribución unimodal al azar que a un modelo con dos clases discretas de fenómenos correspondientes a extinción de base y extinción masiva. Pero tampoco está claro el carácter no arbitrario de los cálculos de las frecuencias de extinción.

Uno de los problemas relativos a esto en el pasado es que se utilizan taxones muy inclusivos, es decir, que abarcan a un gran número de organismos diferentes, definidos por su parecido físico, no por incluir sólo a descendientes de un ancestro común.

Las aves, según la mayoría de los expertos, provienen de un grupo de dinosaurios, por lo que según un criterio filogenético o de ascendencia, y no fenético o de parecido, los dinosaurios no se extinguieron a finales del Cretácico, sino que continúan entre nosotros en forma de las aves que surcan nuestros cielos. El rango de los taxones estudiados por los paleontólogos (géneros, familias, órdenes, clases, etc.) es difícilmente comparable entre organismos distintos, pues se trata de clasificaciones humanas basadas en grados de parecido o de parentesco con otros taxones. ¿Es un orden de aves equivalente a un orden de mamíferos? Sólo según un criterio arbitrario que sirve para ordenar en clasificaciones jerárquicas a los organismos, suponiendo que engloban grados similares de diversidad fenotípica, riqueza de especies o nivel de ramificación en el árbol de la vida. Los estudios sobre longevidad de taxones fósiles en los que se comparan, por ejemplo, familias de mamíferos con familias de moluscos bivalvos, suponen, falsamente, que hay un sentido absoluto en el nivel taxonómico de familia. ¿Qué nivel taxonómico en bivalvos equivale al nivel de familia en mamíferos? Un estudio de Schopf *et al.* (1975) demostró la futilidad de las comparaciones entre grupos diversos. Partieron de tres grupos discretos de taxones con distintos números de extinciones y de términos utilizados para detallar su morfología. Las diferencias entre estos grupos indicaban que era imposible utilizar criterios uniformes para establecer niveles taxonómicos comunes para grupos de taxones de complejidad morfológica muy diferente. Si las diferencias morfológicas y genéticas muestran escalas totalmente diferentes en los distintos filos, tampoco se puede usar la longevidad taxonómica en el mismo grupo en diferentes épocas, porque los criterios para reconocer taxones pueden variar sustancialmente. Sólo se deben comparar grupos estrechamente relacionados en los que los criterios morfológicos para reco-

nocer fósiles a un determinado nivel taxonómico sean homogéneos.

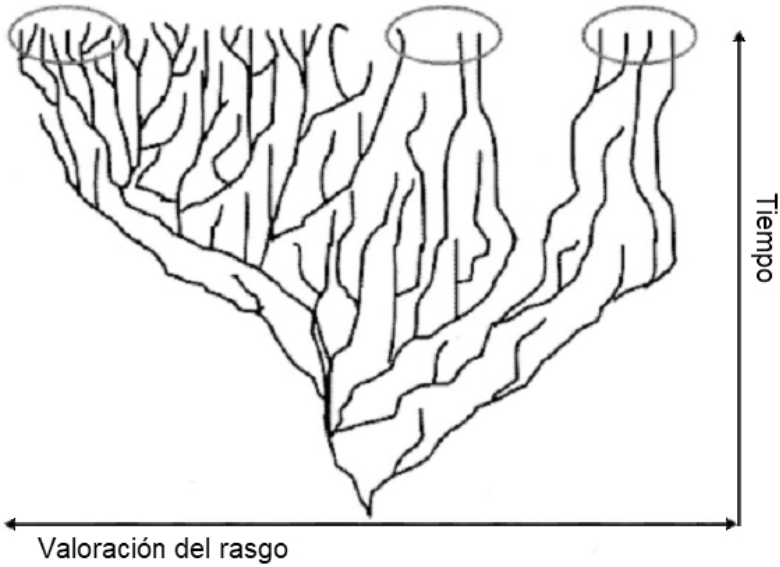


FIGURA 13. Los grupos taxonómicos (*enmarcados por elipses*) se establecen en relación a su parecido morfológico (distancia horizontal), lo que puede llevar a enormes diferencias en tiempos de diversificación desde ancestros comunes (*obsérvese tiempo de unión de líneas*). En realidad son arbitrarios y difícilmente comparables entre organismos diferentes.

Pero hay más problemas en estos análisis sobre frecuencias de extinción de grupos. Durante las extinciones masivas de finales del Pérmico y del Cretácico se produjeron retiradas masivas del mar de amplias zonas, con la consiguiente reducción en la sedimentación y formación de rocas con fósiles. Ello conduce a los grupos que, como Lázaro, reaparecen después de haber desaparecido durante el período de regresión marina. Es muy difícil, en condiciones de cambios temporales en la formación de sedimentos, distinguir entre episodios de extinción de un siglo o de 100.000 años de duración. Las catástrofes instantáneas son imposibles de documentar teniendo en cuenta el registro estratigráfico (Dingus, 1984). El registro fósil está sesgado además hacia formas con esqueletos o estructuras rígidas y mine-

ralizadas que se pueden preservar. El registro de grupos sin estas estructuras, como los anélidos, entre los que se encuentran grupos tan ecológicamente fundamentales como las lombrices, es casi inexistente. Organismos con poblaciones pequeñas pueden ser reacios a aparecer como fósiles, o puede que hubiera refugios locales para determinadas especies en los que sobrevivieron pero no se preservaron. En cualquier caso, la frecuencia de extinción puede estar sobrestimada.

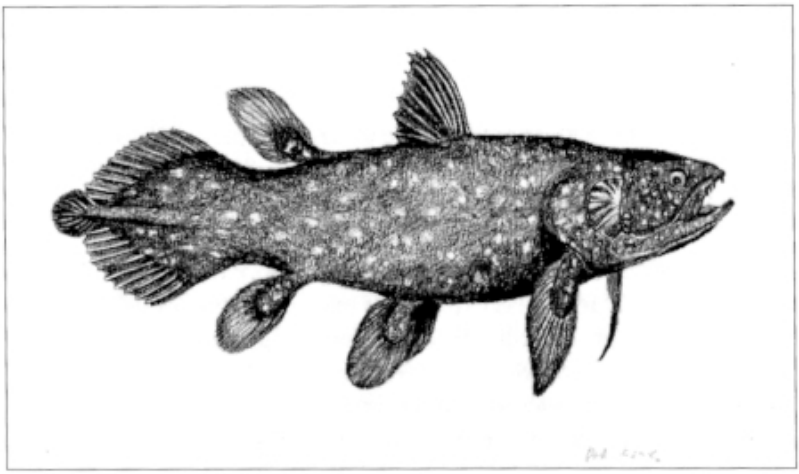


FIGURA 14. Los celacantos se habrían extinguido hacía muchos millones de años, según los paleontólogos, antes de su redescubrimiento en aguas del Índico. Su existencia nos hace dudar de los cálculos paleontológicas sobre cuándo se extinguieron otros taxones.

La reaparición reciente de peces celacantos vivos y coleando a pesar de que los últimos fósiles de su grupo taxonómico desaparecieron hace más de 65 millones de años, indica las limitaciones de preservación incluso para organismos con esqueletos y de cierto tamaño, como estos extraordinarios peces del Índico. Muchos grupos aparecen en el registro fósil de pronto, con toda su comunidad ecológica asociada (p. ej., herbívoros con carnívoros), lo que indica que no sabemos ni el tiempo aproximado de la aparición original del grupo. Hoffman (1989) concluye que, dado el carácter arbitrario de la distinción de extin-

ciones en masa como una clase especial de fenómenos en la historia de la vida, sólo una uniformidad en el origen causal permitiría detectarlos. El origen causal común buscado en el modelo de la ruleta es, como veremos más adelante, el de los impactos de cuerpos extraterrestres.

4.4. Quién se extingue: ¿ruleta o selección?

A pesar de todos estos problemas, es indudable que ha habido períodos prolongados de extinciones más o menos masivas a lo largo de la historia de la vida, y se ha supuesto que el patrón temporal en cambios de diversidad ("biodiversidad", diríamos ahora) se ha debido a cambios ambientales, como se deduce del hecho de que las apariciones están agregadas temporalmente y que hay una evolución coordinada entre grupos diferentes (Sepkoski, 1984). Aunque algunos paleobiólogos han sugerido que el patrón de extinciones es un producto del azar e independiente de la ecología, existe una vulnerabilidad a la extinción que raramente se debe al azar. A pesar del poco apego de algunos paleontólogos a la ecología, y de su curiosa preferencia por misteriosas recurrencias en el tiempo y juegos de azar, vamos a exponer algunas ideas ecológicas propuestas en la bibliografía paleobiológica para explicar patrones de extinción y radiación. Jeffrey Levinton, en su libro *Genetics, Paleontology, and Macroevolution* (2001) expone muchas de ellas. También McKinney (1997), al revisar la bibliografía sobre selectividad en la extinción, concluye que la vulnerabilidad a la extinción es selectiva, y que existe una considerable consistencia en los rasgos que influyen en la supervivencia diferencial a distintas escalas temporales. Describe veinte rasgos, muchos de los cuales son rasgos de variación individual, que se han asociado a patrones de selectividad producidos a escalas temporales eco-

lógicas (breves) y geológicas (prolongadas). Así por ejemplo, las diatomeas autotróficas (dependientes de la fotosíntesis, y, por tanto, de la luz solar) del plancton probablemente sobrevivieron a la supuesta noche global que provocó la extinción masiva de finales del Cretácico (la misma que, también supuestamente, conllevó el famoso final de los dinosaurios) al presentar esporas resistentes que habían evolucionado en ambientes previos de baja iluminación. Las plantas terrestres que sobrevivieron al mismo evento eran las que, debido a presiones selectivas previas, habían desarrollado fases de parada metabólica, por ser de hoja caduca, o poseían bancos de semillas u órganos de reserva subterráneos. El desarrollo de larvas que se alimentan de plancton permite explicar la resistencia a la extinción de moluscos durante la extinción de finales del Cretácico. Curiosamente, la exposición a un evento de extinción masiva puede permitir adaptarse a determinados grupos de organismos, como los moluscos, a futuros eventos similares, lo que sugiere la adaptación por selección natural a ciertas condiciones limitantes durante el evento de extinción. Menos de un 35% de los géneros de moluscos bivalvos marinos sobrevivieron a la extinción masiva de finales del Triásico, pero estas extinciones no fueron aleatorias con respecto a la forma de alimentarse de estos organismos en condiciones de una producción vegetal reducida. La lista de ejemplos de selectividad ecológica podría seguir durante varias páginas.

4.5. La Reina Roja y su carrera hacia ninguna parte

Un modelo ecológico sobre la probabilidad de extinción es el conocido con el nombre de la *Reina Roja*, propuesto por el paleontólogo Leigh van Valen en 1973 y bautizado así porque la Reina Roja, en el famoso libro *Alicia en el país de las maravillas*,

le dice a Alicia que en su reino hay que moverse continuamente para poder permanecer en el mismo lugar. Es decir, lo que postula el modelo es que, dadas las múltiples interacciones ecológicas que afectan a los organismos, aunque el medio físico se mantenga constante, hay que adaptarse a cambios provocados por la evolución del resto de las especies y de las interacciones existentes entre ellas para mantener los niveles poblacionales, porque siempre está cambiando algo en el llamado "nicho ecológico" (recursos, depredadores, competidores, parásitos). La extinción se produce cuando una especie se queda atrás en esa carrera. Es un fenómeno frecuente porque la selección natural no puede siempre favorecer los cambios necesarios para permitir la viabilidad de las poblaciones sometidas a numerosas presiones selectivas. Los procesos de la Reina Roja determinarían la frecuencia de extinción normal llamada de fondo, cuya delimitación de la extinción en masa es dudosa para algunos paleontólogos como Hoffman (1989).

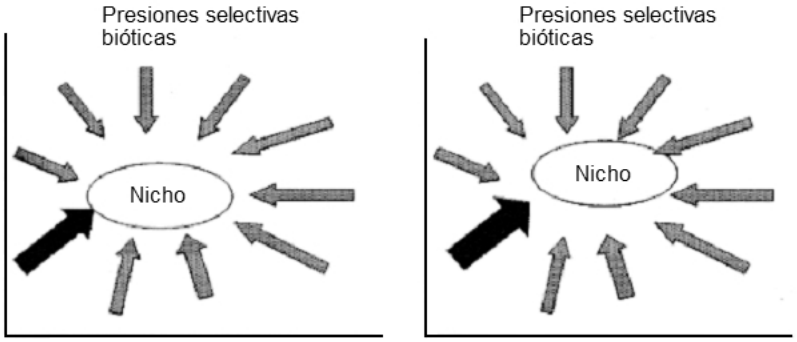


FIGURA 15. Modelo idealizado de nicho ecológico rodeado de múltiples presiones ambientales bióticas representadas por flechas de mayor o menor grosor según la magnitud de sus efectos sobre la aptitud. Cuando las presiones de un lado aumentan (*flecha gruesa*) por cambios en los organismos causantes (predadores, parásitos, competidores), el nicho inevitablemente se desplaza (en este caso *hacia arriba* y *hacia la derecha*) por adaptación, o la población se extingue. La magnitud y dirección de las presiones están en permanente cambio por evolución de los organismos que las determinan. El modelo de la Reina Roja de Van Valen nos enseña que todos los organismos sufren continuos cambios en las presiones ambientales y que el nicho ecológico se mueve. El que no mueve su nicho, "no sale en la foto". La mayoría de los cambios inducidos no se ven en los fósiles, lo que ha hecho pensar a algunos en estasis o ausencia de cambios.

David Jablonski (1996) ha propuesto que la supervivencia de taxones durante extinciones en masa responde a diferentes criterios que los que operan durante la extinción de fondo. Cita a los moluscos bivalvos de finales del Cretácico, para los que la riqueza de especies o la amplitud de su distribución geográfica explican la extinción de fondo de géneros, pero no su supervivencia durante la extinción masiva subsiguiente. Este cambio en las reglas del juego es interpretado por Jablonski como dejación de procesos selectivos normales, y como prueba de la existencia durante las grandes extinciones de procesos más o menos contingentes. El supuesto es que géneros con más especies cubrirían un espectro más amplio de adaptaciones ecológicas y podrían, por tanto, tener más oportunidades de sobrevivir a la causa de extinción. Si ello no ocurre durante las extinciones en

masa, es que algo más que la selección natural está operando. Sin embargo, la selección natural puede actuar de modo muy diferente en función de la gravedad de los cambios ambientales. Si el nicho ecológico está conformado normalmente por múltiples presiones selectivas bióticas y abióticas, durante graves cambios del ambiente abiótico una única presión puede determinar o no la supervivencia del nicho. Kauffman y Harries (1996) explican cómo las innovaciones evolutivas más importantes de la historia de la vida son debidas en gran parte a los cambios en los parámetros de la selección natural asociados a las grandes extinciones. Es decir, habría cambios en la selección, no dejación de la misma. Además, como señala Hoffman (1989), si los géneros con menos especies presentan una menor especialización ecológica que los de más especies, el supuesto anterior no se sostiene. Es decir, una mayor abundancia de especies sólo implica un mayor espectro de adaptaciones si el grado de especialización de las especies es similar. Según el argumento de Hoffman, el patrón detectado por Jablonski no sería tan sorprendente, ya que no conocemos el grado de especialización ecológica de los taxones fósiles que estudia. Su detección de diferencias entre tipos de extinción es un claro síntoma de sesgo puntuacionista (véase capítulo 6). Así pues, lo que Jablonski detecta se debe para otros paleontólogos a cambios en la intensidad y dirección de la selección natural.

4.6. Ecología de la extinción

Se sabe que las especies especialistas ocupan un área de distribución más pequeña, y tendrían normalmente menores tamaños poblacionales que las especies generalistas debido a la utilización de una gama menor de recursos. Su capacidad de resistir catástrofes es inherentemente menor que la de formas

más generalistas, ya que la especialización implica dependencia de unos pocos recursos. La extinción preferente de taxones especializados durante eventos de extinción masiva es un patrón muy común en el registro fósil (la especialización se deduce de la complejidad de sus estructuras fosilizables). Así, los erizos de mar omnívoros sobrevivieron mejor que los herbívoros de aguas superficiales o que los procesadores de sedimentos de aguas profundas a la extinción de finales del Cretácico, lo que sugiere una relación de extinción con falta de recursos alimenticios. Boucot (1978) propuso el concepto de unidades ecológico-evolutivas para grupos de especies que persisten durante millones de años debido a la fuerza estabilizadora de la asociación. La interdependencia ecológica, como la evolución de una estructura competitiva de nichos y de mutualismos, puede ofrecer una fuerza estabilizadora que protege a estas unidades frente a cambios. La interdependencia ecológica de especies determinaría la persistencia a largo plazo de comunidades, y su resistencia a invasiones por otras especies sería tan estrecha que ha sido definida como "ensamblaje ecológico" (Morris, 1995). Hay una base teórica amplia que permite defender que comunidades más diversas pueden resistir mejor a especies invasoras al utilizar una mayor proporción de los recursos (Tilman, 1999). Por otro lado, a partir de un umbral de cambio ambiental, la comunidad entera puede desaparecer dada la estrecha interdependencia entre sus miembros. La destrucción antropogénica de ciertas especies de estos ensamblajes destruye actualmente su resistencia a invasiones y determina la ruptura de los mismos y la desaparición de todas sus especies. Esta característica de la actual crisis de extinciones ha sido probablemente el patrón general en extinciones masivas anteriores, a pesar de las reticencias de ciertos paleontólogos a reconocerle un papel a la neontología o estudio de las poblaciones actuales en el estudio de las extinciones del pasado. Las reticencias a

aceptar el concepto de ensamblaje provienen del éxito actual de muchas especies invasoras que invaden en solitario, pero, en muchos casos, el ensamblaje receptor ya estaba dañado por efectos humanos al producirse la invasión. La competencia entre especies con similar utilización de recursos es, sin duda, una causa importante de extinción, como en el bien conocido ejemplo de la desaparición de muchos mamíferos sudamericanos tras la apertura del istmo de Panamá y la invasión de especies norteamericanas relatadas en el ameno libro de G. G. Simpson *Splendid Isolation* (1980).

Existen características de las especies que dificultan su extinción. Kauffman y Harries (1996) plantean hasta 17 estrategias de supervivencia que pueden asegurar el tránsito posterior a una extinción masiva. Todas menos la última, que denominan *Contingencia*, son producto de selección natural previa y se refieren a propiedades ecológicas como generalismo, oportunismo, adaptación a refugios, adaptaciones reproductivas, etcétera. La selección estabilizadora basada en la multiplicidad de relaciones ecológicas y la dispersión que homogeniza a poblaciones separadas, conducen inevitablemente a la similitud morfológica en especies fósiles de amplia distribución a lo largo de dilatados periodos de tiempo (Slatkin, 1987). Si el ambiente fluctúa impredeciblemente, se debe esperar la evolución de plasticidad fenotípica, en lugar de la existencia formas especializadas a residir en ambientes distintos. La plasticidad fenotípica, que se verá más ampliamente en el capítulo 9, no es sino la modificación del fenotipo en función del ambiente, es decir, que un mismo genotipo puede expresarse como distintos fenotipos según el ambiente en el que se desarrolle. No hay nada más difícil de asumir para un esencialista que esta plasticidad, que rompe muchas constricciones y le da un juego casi ilimitado a la selección natural, como veremos. La plasticidad es el principal aliado de la selección estabilizadora al permitir a un

mismo genotipo mantenerse en ambientes variables. La resistencia a la extinción debería estar positivamente asociada, por tanto, con la plasticidad fenotípica. Es difícil comprobar diferencias en plasticidad en el registro fósil, pero la crisis ambiental actual podría permitir asociar plasticidad con reducido riesgo de extinción. El papel de la dispersión es también importante. Hay grupos fósiles de reducida dispersión, intensa cladogénesis (cambios evolutivos por especiación o bifurcación de nuevas ramas o clados), breve duración de especies en el registro estratigráfico y una menor variabilidad fenotípica intraespecífica, y grupos con las características opuestas. Especies con cortas distancias de dispersión muestran una mayor tendencia a hacerse politípicas, es decir, a variar entre zonas, conduciendo a una especiación alopátrida (formación de especies por separación de poblaciones en zonas distintas, capítulo 12). Ramas evolutivas que incluyen especies con poca dispersión serían más propensas a la formación de especies, lo que crearía más oportunidades para una evolución divergente. Asimismo, un limitado flujo génico procedente de otras poblaciones podría permitir cambios anagenéticos, es decir, cambios evolutivos sin producción de nuevas especies. Por otro lado, la escasa dispersión podría inducir una mayor especialización y una mayor propensión a la extinción ante cambios ambientales. Además, la reducida distribución, debida a la escasa dispersión, aumentaría la probabilidad de que un determinado cambio regional acabara con la especie. La probabilidad de extinción debería aumentar al disminuir el tamaño poblacional. Un área de distribución amplia reduciría la probabilidad de extinción, ya sea por determinar un mayor tamaño poblacional, o por reducir la probabilidad de desaparición total del hábitat requerido. Pero, el tamaño poblacional en sí mismo, reduce tanto la probabilidad de fluctuaciones al azar que acaben en extinción como el impacto de factores ecológicos. Es muy difícil separar los efec-

tos del área de distribución y del tamaño poblacional, dado que ambos suelen estar positivamente asociados. Las especies comunes son extraordinariamente longevas en el registro fósil. Sin embargo, el terrible caso del exterminio en pocas décadas de la paloma migratoria americana, una de las aves más comunes que han existido en tiempos históricos, no permite generalizar la asociación entre tamaño poblacional y probabilidad de extinción en los tiempos actuales.

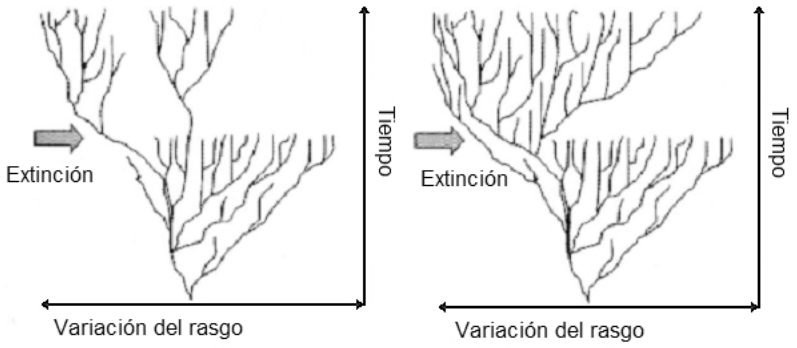


FIGURA 16. Modelo de la ruleta (*izquierda*), y modelo alternativo sobre selectividad ecológica en el evento de extinción masiva (*derecha*). Los grupos taxonómicos se representan en relación con su variación en un determinado rasgo. En el primero, ciertos grupos aleatorios sobreviven y condicionan la evolución posterior del rasgo. En el segundo, cierto sector de la variación en un rasgo (*parte izquierda*) es favorecido por selección natural durante el proceso y explica la evolución después del evento de extinción masiva. La escala de tiempo es arbitraria.

El parasitismo y la enfermedad son temas totalmente ajenos a las especulaciones de los paleobiólogos por las dificultades de su estudio en el registro fósil, pero la evolución de sistemas tan sofisticados como el sistema inmunitario de los vertebrados nos enseña mucho sobre su impacto en el pasado. Los efectos del clima y de los movimientos de los continentes son los preferidos por los paleontólogos porque se pueden estudiar geológicamente, no porque necesariamente sean los únicos a tener en cuenta. El cambio climático actual puede ayudar a entender cambios del pasado, aunque su rapidez, provocada por la acti-

vidad humana, puede dejar muy por detrás a los cambios que se postulan en paleontología. Además, los estudios ecológicos sobre los efectos latitudinales sobre la diversidad biológica, pueden ayudarnos a entender la distribución de focos de origen en diversidad en el pasado. Si la cladogénesis es mayor en los trópicos, como se deduce del mayor número de especies a bajas latitudes, habría mayores oportunidades allí para innovaciones evolutivas, es decir, para la aparición de adaptaciones genuinamente nuevas. Con un mayor número de especies, el potencial para nuevas interacciones entre especies y la evolución de nuevos mutualismos, relaciones de competencia o carreras de armamentos entre depredadores y presas o parásitos y hospedadores sería mayor. Jablonski (1993) observó que los órdenes nuevos de organismos marinos eran más frecuentes en los trópicos. Los trópicos ofrecen una estabilidad ambiental que ha permitido la supervivencia prolongada de especies y que ha facilitado el establecimiento de tramas de relaciones mutualistas. Todas estas ideas relacionan la ecología con la explicación de los patrones de diversidad y extinción del pasado y demuestran que es posible establecer una fructífera asociación entre ecología y paleobiología. Se podrían citar numerosos otros ejemplos, pero basten éstos para subrayar que las extinciones masivas no son una ruleta, sino que afectan a unos grupos de organismos más que a otros, debido a adaptaciones a ciertas condiciones ambientales y a procesos de ecología de poblaciones. La ruleta no es tal, sino más bien un concurso de méritos. En conclusión, la adaptación a ciertas condiciones ambientales puede explicar los patrones de extinción, que representan un gradiente de estrés ambiental más que una dicotomía entre normalidad y catástrofes.

4.7. La selección natural no se para

Como hemos visto, las extinciones pueden ser, por tanto, ecológicamente selectivas y predecibles. Las propiedades que normalmente, en ecología, se asocian a la supervivencia de individuos, se pueden extrapolar a la supervivencia de taxones (Simons, 2002). La selección natural, operando durante períodos de extinción normal, determina adaptaciones que, posteriormente, serán las responsables de la supervivencia o extinción de los distintos taxones. Si ello es así, la idea de que la selección natural no es importante en el proceso de las extinciones masivas se cae desde su base. Multitud de tipos de estrés ambiental seleccionan a favor de rasgos que implican falta de especialización y resistencia a prolongados períodos de escasez de recursos. Tales rasgos existen por selección natural previa, no por místicas fuerzas inexplicables. Los drásticos cambios ambientales que llevan a las extinciones masivas representan un extremo del espectro de posible variabilidad ambiental, que va desde pequeñas fluctuaciones diarias hasta catástrofes planetarias. La selección natural opera siempre que exista variación fenotípica heredable, que afecta al éxito reproductor en un determinado ambiente. Durante una catástrofe planetaria este algoritmo seguirá operando, y podrá determinar adaptaciones que expliquen el subsiguiente éxito de los grupos de organismos portadores de las mismas. Si los efectos de las catástrofes duran miles de años, los cambios ambientales inducirán con seguridad procesos de selección que llevarán a cambios evolutivos sostenidos.

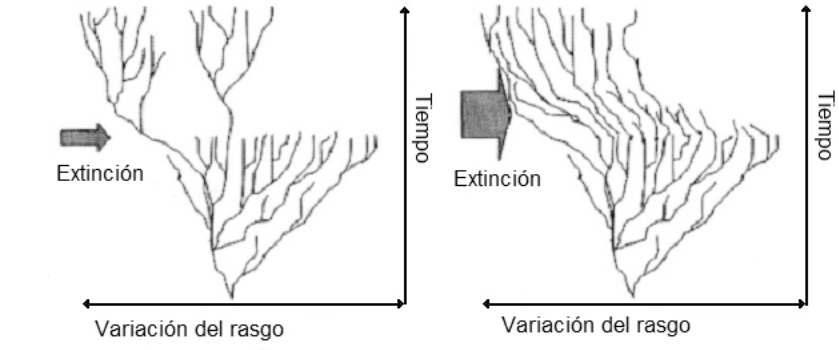


FIGURA 17. Modelo del interruptor (*izquierda*) y modelo alternativo sobre cambios ambientales de suficiente duración (obsérvese el grosor de la flecha) para permitir adaptaciones al mismo (*derecha*). En el primer caso, ciertos rasgos sobreviven por azar. En el segundo, los rasgos que sobreviven han sufrido selección natural durante el evento de extinción (selección hacia rasgos sesgados hacia la izquierda). Los rasgos hacia la derecha de la distribución desaparecen en distintos momentos debido a una selección natural drástica. Los primeros en desaparecer son los peor situados al inicio del evento. La escala de tiempo es arbitraria.

¿Quién ha demostrado que las radiaciones subsiguientes a las grandes extinciones no se sustentan en supervivientes seleccionados por los cambios ambientales inducidos por las catástrofes? Si, como se ha demostrado en numerosos casos, la variación climatológica actual es capaz de determinar cambios evolutivos muy rápidos, ¿por qué los cambios climáticos del pasado no iban a provocar efectos tan drásticos como los postulados para explicar las extinciones en masa? Y, si eso es así, ¿cómo se puede afirmar que la selección natural no estuvo implicada en las radiaciones subsiguientes, si éstas se basaban en organismos sometidos a una brutal selección? Sólo una ignorancia manifiesta de la historia natural de los organismos del pasado y del presente puede justificar semejante visión de las grandes extinciones. Por ejemplo, los mamíferos tienen propensión a evolucionar hacia formas pequeñas de metabolismo homeotermo (temperatura corporal constante). Pueden, por tanto, mantener activo el metabolismo en condiciones de bajas

temperaturas y reducir su consumo energético total (un animal pequeño necesita menos comida que uno grande en términos absolutos) mediante adaptaciones como la hipotermia y la hibernación. Estas adaptaciones frente a la escasez de recursos podrían haber facilitado la supervivencia a la crisis que acabó con los dinosaurios, y habrían sido depuradas durante el propio evento por selección natural. Las capacidades fisiológicas, desafortunadamente, no fosilizan, por lo que esta última hipótesis es difícilmente comprobable. Esto pone de manifiesto una de las grandes limitaciones del estudio de los fósiles. Las aves pueden huir rápidamente de zonas amenazadas gracias al vuelo, como hacen las aves marinas actualmente cuando se aproxima un huracán. ¿Puede esta elevada capacidad dispersiva explicar su supervivencia a eventos catastróficos más o menos localizados? La falta de explicaciones adaptacionistas a la supervivencia diferencial de taxones en el registro fósil parece más un vicio de cierto sector de la profesión paleontológica que una virtud. En cualquier caso, la selección natural tiene mucho que ver con el resultado de las extinciones masivas.

4.8. El fin de los dinosaurios y el meteorito: ¿ciencia o ciencia-ficción?

El ejemplo mejor de la teoría tipológica del interruptor y la ruleta es la famosísima extinción masiva de los supercarismáticos dinosaurios. En ella se basa la imagen, ampliamente divulgada, de eventos casi instantáneos a nivel geológico y de loterías de extinción, que se contradicen con las evidencias de procesos de extinción prolongados, correspondiéndose más con un cierto sensacionalismo influido por la ciencia-ficción y por las películas de Hollywood. Como ha escrito el paleontólogo y experto en dinosaurios David Archibald en su libro *Dinosaur*

Extinction and the End of an Era (1996), "los físicos sin duda contemplarían escépticamente las más modernas teorías de física cuántica publicadas por biólogos. Sin embargo, el campo de la opinión experta sobre el final de los dinosaurios está aparentemente abierto a cualquiera. No conozco a ninguna otra área de la ciencia que engendre una plétora similar de publicación especulativa". El modelo del interruptor hace pensar que los eventos se producen en unos pocos años, pero la realidad es otra muy distinta. Kauffman y Harries (1996) describen así el proceso: "La extinción sigue un modelo más o menos escalonado, estando asociado el escalón más importante a disrupciones ambientales relacionadas con impactos. La extinción se inicia alrededor de 1 a 1,5 millones de años antes del límite, con una abrupta pérdida de ecosistemas de arrecife y de otros organismos tropicales". Prosiguen los autores describiendo tres escalones adicionales de duraciones de centenares de miles de años. El número de generaciones de la mayoría de los organismos supervivientes y extintos que caben en estos dilatados períodos de tiempo es enorme. Por tanto, la selección natural puede producir muchos procesos de adaptación a las nuevas condiciones durante períodos tan prolongados. Erwin (1993) cifra la duración de la mayor extinción en masa de todas, la de finales del Pérmico, ¡en varios millones de años! Si estos procesos son tan prolongados, es casi imposible imaginar la acción de un único agente causal. Es por ello que Hoffman (1989) argumenta que las extinciones en masa, como simples picos en una distribución continua en frecuencias de extinción, no son eventos únicos, sino agregaciones temporales de episodios causalmente independientes. Para él, la mayoría de los patrones del registro fósil que se denominan "extinciones en masa" constituyen casos poco frecuentes de coincidencias temporales aproximadas (cientos de miles de años) en la acción de varios agentes de ex-

tinción independientes, que suman sus generalmente modestos efectos para producir un patrón significativo.

Archibald describe como un auténtico mito, capaz de perpetuarse a pesar de las evidencias empíricas en su contra, la idea de que los dinosaurios se extinguieron todos a la vez y de forma instantánea y de que los dinosaurios son un grupo monolítico, una idea esencialmente tipológica y esencialista. Los dinosaurios eran un grupo diverso de animales y se extinguieron en diferentes momentos, algunos aparentemente sobreviviendo brevemente al inicio del Terciario. Otros todavía sobreviven, en forma de aves. No eran monstruos invencibles que necesitaban un bombardeo cósmico para ceder su lugar a los mamíferos, con los que habían coexistido durante millones de años, sino animales sometidos a depredación, competencia y parásitos (que están siendo estudiados en excrementos fosilizados y ámbar), y probablemente vulnerables a cambios ambientales. Como acertadamente señala el paleontólogo Jordi Agustí (1994), deberíamos hacernos la pregunta sobre qué condiciones ecológicas les permitieron existir durante tanto tiempo, en vez de sorprendernos tanto con su desaparición.

4.9. Nada debemos a la ruleta

La idea del "interruptor" proviene de las evidencias sobre los efectos globales derivados del impacto de un meteorito de grandes dimensiones que colisionó con la Tierra (en el Yucatán mexicano) hace 65 millones de años. La evidencia de este impacto proviene de la capa de iridio procedente del supuesto impacto que separa los estratos cretácicos de los del Paleoceno de la era Terciaria (la llamada *era de los mamíferos*) en muchos lugares del planeta (el llamado límite K/T). Hay discrepancias sobre si los dinosaurios ya estaban en declive antes del impacto,

con técnicas estadísticas varias para apoyar las distintas versiones del debate (Archibald, 1996). También hay datos sobre declives significativos en muchos grupos de macroinvertebrados marinos mucho antes del momento de la datación de la anomalía de iridio. Ello contradice la predicción fundamental del inspirador de la teoría del meteorito, el físico Luis Alvarez, de que los eventos extraterrestres deben ser seguidos, no precedidos por extinciones. Como ha señalado Agustí (1994): "La hipótesis de Alvarez, aunque atractiva por cuanto postula un mecanismo sencillo para explicar una variedad muy amplia de fenómenos de extinción, conlleva un condicionante básico que la hace sumamente frágil con respecto a otras explicaciones menos catastrofistas. Y es que, a nivel de registro geológico, un acontecimiento tan extraordinariamente breve como la caída de un meteorito, con consecuencias que como mucho se extienden a lo largo de varios meses o años, presupone la concordancia prácticamente perfecta entre todas las variables implicadas".

Archibald presenta evidencias de que un 50% de las especies o linajes de vertebrados sobrevivieron a la catástrofe, es decir, aparecen a ambos lados del límite en yacimientos norteamericanos. Este porcentaje de desapariciones es sólo algo inferior al porcentaje de géneros que sobrevivieron a transiciones inmediatamente anteriores y posteriores entre otras edades en los mismos yacimientos. La aniquilación en masa durante la transición K/T que se suele imaginar no es precisamente lo que destaca en estos datos. Las cifras del 75% o más de extinción se suelen basar en categorías taxonómicas superiores como familias u órdenes, muchas de las cuales se definen arbitrariamente y no son monofiléticas (es decir, no incluyen a todos los descendientes conocidos y a su ancestro común no compartido con otros taxones). Muchos macroinvertebrados marinos estaban ya experimentando un importante declive evolutivo un par de millones de años antes de la transición K/T. Por otro lado,

muchos grupos desaparecen del registro fósil antes de la transición, contradiciendo la idea de la extinción inmediata y simultánea de una parte importante de las especies. Curiosamente, la inferencia molecular basada en estudios de divergencias en ADN entre grupos de mamíferos y aves actuales indica que la separación entre muchos órdenes precedió en muchos millones de años a la transición K/T. Ello sugiere la supervivencia en masa de estos grupos al famoso evento, aunque no se han encontrado fósiles para corroborarlo. ¿Debemos creer al ADN o a los fósiles? ¿O es que los órdenes, al divergir, eran morfológicamente muy similares e indetectables como grupos separados en el registro fósil? Esta morfología inicialmente similar es una predicción del gradualismo debido a selección natural. También puede ser que los fósiles que faltan se encuentren algún día. El estudio del ADN también ha revelado que los 40 órdenes de mamíferos que sobrevivieron a la transición K/T no se diversificaron en numerosas familias hasta 15 millones de años después de la transición. El papel crucial de la transición K/T para explicar los patrones macroecológicos está, pues, en entredicho. La diversificación fundamental de los mamíferos precedió en mucho a la extinción de los dinosaurios, y la diversificación en familias tuvo lugar mucho después. Por tanto, no hay vínculo causal entre la extinción de los unos y la diversificación de los otros, como se ha postulado repetidamente. Como rezaba el título de un artículo periodístico sobre este tema: "Nada debemos al cielo", o sea, a la ruleta.

4.10. ¿Meteoritos o clima?

Uno de los corolarios del impacto del meteorito sería un período de intenso frío debido al oscurecimiento del sol por la nube de polvo producida por el choque. Sin embargo, ranas, sa-

lamandras, tortugas y cocodrilos sobrevivieron aparentemente bien al evento, a pesar de que actualmente serían extremadamente sensibles a un dilatado período de bajas temperaturas. Estas especies ya eran sensibles al frío entonces, como se demuestra por su escasez en el registro fósil a altas latitudes. La lluvia ácida, que los partidarios del impacto esgrimen como otra causa de las extinciones en masa del K/T, no concuerda con la elevada supervivencia de taxones que habitan en agua dulce, los cuales, como sabemos ahora por la lluvia ácida que provocamos con la contaminación, serían más sensibles a una elevada acidez del ambiente. El corolario de devastadores incendios globales inducidos por la conflagración predice una extinción mucho más masiva e indiscriminada de lo que revela el registro fósil. La escasez de taxones de flora y fauna de latitudes altas que desaparecen en relación con la capa de iridio asociada a la transición K/T indica que los posibles efectos del impacto estuvieron limitados regionalmente. Las plantas y animales de elevadas latitudes sufren anualmente dilatados períodos de baja insolación (los inviernos boreales y australes), por lo que la selección natural les ha preparado para períodos de cielo cubierto, como el inducido por la nube global de polvo presumiblemente resultante del impacto. Existen otras posibles causas de la extinción masiva del K/T como la retirada del mar de amplias zonas y el volcanismo masivo (Archibald, 1996). La regresión marina durante la transición del K/T es una de las mayores registradas en la historia del planeta, y coincidió temporalmente con el impacto. Una lástima para los amantes de la ruleta y de las explicaciones fáciles. Hay eventos de extinción no asociados a impactos, e impactos no asociados a grandes extinciones. La extinción masiva más importante, la del final del Pérmico, no ha podido ser asociada a evidencias de impactos de cuerpos celestes, y pudo deberse a una multiplicidad de causas como regresión marina, cambio climático y volcanismo intenso

(ningún periodista se emociona con esto de la multiplicidad de causas). Al mismo tiempo, parece que ha habido impactos que no han provocado aparentes extinciones masivas, como indica un cráter de 45 km de diámetro originado a principios del Eoceno en la plataforma continental de Nueva Escocia u otro gran cráter del Mioceno en Baviera. Se podría decir que el impacto del K/T pudo haber sido la puntilla para animales y plantas afectados ya por otras causas de efectos más graduales, como cambios climáticos o regresión marina. Raup y Sepkoski (1984) han descrito una aparente periodicidad de eventos de extinción en masa de animales marinos de unos 26 millones de años, lo que sólo podría deberse a eventos extraterrestres. Sin embargo, Hoffman (1989) demuestra que el patrón puede perfectamente deberse al azar. Además, Patterson y Smith (1987) demuestran que es el ruido introducido en los cálculos de frecuencias de extinción por lagunas en el registro fósil el que explica la aparente periodicidad. El patrón estocástico detectado por Kauffman y otros autores es lo que se esperaría si el patrón de extinciones resultara de millones de eventos de extinción independientes en una enorme variedad de hábitats marinos diversos, eventos determinados por procesos poblacionales y por adaptación diferencial a cambios ambientales.

Erle Kauffman (1996) es tajante al afirmar que los impactos son sólo un catalizador de efectos retroactivos muy dinámicos en la circulación oceánica y atmosférica, y que un solo impacto no puede causar grandes extinciones que duren millones de años. Como señala Agustí en la cita al inicio del capítulo, la hipótesis de Alvarez sobre la causa única empieza a desvanecerse entre matizaciones y puntualizaciones diversas. La aceptación global de un vínculo causal único entre el impacto del meteorito de Chicxulub y la extinción masiva de finales del Cretácico, se fundamenta más en la popularidad de ideas sencillas, en el terror que inspiran y en su asociación al enormemente taquille-

ro género de películas de catástrofes, que a los datos basados en el registro fósil. La atracción de ciertos físicos por las teorías catastrofistas explica, en parte, el entusiasta coro de partidarios de toda extinción masiva por bombardeos de cuerpos celestes. El ecólogo Ramón Margalef (1996) expresó así su escepticismo sobre la teoría de los bombardeos: "Todo lo anterior sirve de exordio a mi intención de expresar una opinión crítica en relación con el abuso que significa el conjurar cualquier gran meteorito complaciente para explicar un cambio catastrófico que se nos manifieste en el registro geológico y paleontológico". Por cierto, Margalef propuso una teoría alternativa basada en la capacidad de las capas profundas de los océanos para acumular ingentes cantidades de CO_2, que podrían ser evacuadas a la atmósfera de forma rápida ante una disminución de la estratificación del agua oceánica. El efecto invernadero resultante sería el disparador de las extinciones en masa. Independientemente de la validez de la teoría de Margalef, recientes estudios señalan que las extinciones masivas del pasado pueden haber tenido relación con cambios climáticos, aunque menos bruscos que el que se está desarrollando en la actualidad. Según algunos investigadores, de los cinco principales episodios de extinción en masa reconocidos por los paleontólogos, cuatro, incluyendo el de la transición K/T, están asociados con fases de efecto invernadero. Hay que resaltar que la hipótesis del meteorito postula un invierno brutal, más que un efecto invernadero. Según estos estudios paleoclimáticos, ya no está tan claro si hizo mucho frío o mucho calor a finales del Cretácico, por lo que la hipótesis del bombardeo cósmico tendrá que seguir intentando adaptarse y perdiendo flecos por el camino. El clima, más que los meteoritos, parece ser la clave de las fases de extinciones masivas. El clima puede verse afectado por muchos procesos aparte de por impactos de cuerpos extraterrestres. Los cambios climáticos son, sin duda, una fuente de cambios en los parámetros de

la selección natural, como podemos observar ahora mismo. Por otro lado, los expertos en extinciones masivas, como Kauffman y Harries (1996), deducen de las grandes extinciones del pasado que la recuperación de la diversidad biológica suele tardar cerca de un millón de años, y varios millones de años en hábitats tropicales. Esta escala temporal, desde luego, escapa del horizonte temporal de nuestros políticos. Ello quiere decir que la gran riqueza de especies que heredamos desaparecerá sin remisión a todos los efectos que puedan interesar a nuestras sociedades (aunque nuestros tecnólogos quizá intenten crear ecosistemas temáticos por ingeniería genética).

4.11. Todo se extingue o evoluciona a otra cosa

Hay un curioso argumento, relacionado con las grandes extinciones, muy utilizado por quienes niegan la importancia de la actual crisis de extinciones, que se basa en que más del 90% o una cifra parecida de las especies que han existido se han extinguido, y que ello ha ocurrido sin intervención humana alguna. Los cálculos que llevan a estas cifras normalmente no se presentan, pero se puede suponer que se basan en que la mayoría de los fósiles no tienen parientes próximos en vida. Este argumento, repetido machaconamente también por algunos paleontólogos, no tiene en cuenta la anagénesis, el proceso por el que las especies se modifican en el transcurso del tiempo y se hacen muy diferentes a sus ancestros. En la evolución continuada de un linaje, es imposible decidir objetivamente dónde acaba una especie y empieza otra. El dilema se resuelve, en el registro fósil, por la escasez de restos y por los aparentes saltos entre formas distintas. En la realidad no hay saltos, porque las formas nuevas han tenido necesariamente que evolucionar a partir de formas anteriores sin solución de continuidad, de ge-

neración en generación. ¿Cuándo se convirtieron los australopitecinos en *Homo*? En ningún momento concreto, sino a lo largo de las generaciones durante un dilatado período. Pensar en un salto brusco de un tipo a otro, como la extinción de unos y la aparición de otros, es un error tipológico basado en la transmutación de esencias puras platónicas.

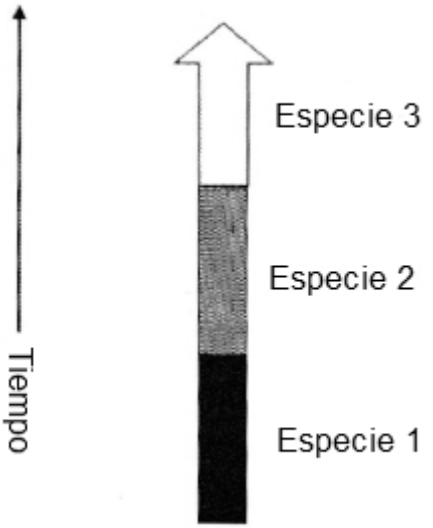


FIGURA 18. Anagénesis es cualquier proceso de cambio evolutivo en una especie que se produce sin necesidad de que haya especiación o producción de nuevas especies. Muchas especies se transforman durante la evolución hasta hacerse muy diferentes de sus ancestros. Los ancestros no se extinguen realmente, sino que dejan descendientes. ¿Cuántas especies consideradas extintas basándose en el registro fósil todavía habitan entre nosotros en forma de descendientes directos?

El registro fósil es una incompleta, difusa y distorsionada versión de la historia de la vida, y tiene la misma relación con ella que las huellas dactilares en el lugar del crimen con el verdadero crimen. El argumento de que la extinción es el patrón general se podría modificar por "todas las especies se modifican evolutivamente o se extinguen sin dejar descendencia". Los porcentajes para ambas opciones son desconocidos porque el registro fósil es sumamente incompleto y, seguramente, nunca

nos dará la respuesta. En cualquier caso, si la extinción sin descendencia hubiera sido lo más frecuente, como asume el elevado porcentaje, mencionado anteriormente, del noventa y tantos por ciento de los organismos del pasado, barajado por muchos evolucionistas sin meditarlo mucho, hoy no habría la riqueza de especies con la que todavía contamos. Las especies existentes proceden, por evolución, de un incontable número de especies fósiles que no se han extinguido, sino que han cambiado a otras y han legado descendientes al presente. Un ejemplo: un grupo de dinosaurios saurischios tienen descendientes en el presente, las aves. Por tanto, los dinosaurios no se han extinguido según un concepto de extinción que tiene en cuenta el cambio evolutivo. Si retrocediéramos en el tiempo desde las aves actuales terminaríamos en un antepasado dinosaurio en algún momento. Si extinción quiere decir cambio de forma por evolución, entonces, el argumento de que todo se extingue se convierte en el argumento de que todo se extingue o se modifica por el cambio evolutivo, una obviedad donde las haya. El argumento de la extinción de casi todo, obviamente, se basa en un concepto de especie como ente que surge misteriosamente en el registro fósil y desaparece, no en la realidad de que unas especies proceden de otras. A nivel mediático el argumento sólo sirve para quitar hierro a la crisis de extinciones que estamos viviendo actualmente y, así, seguir como si no pasara nada.

4.12. La gran extinción actual: pérdida de viabilidad de poblaciones

El punto de vista esencialista-tipológico no considera los aspectos observables de lo que todos conocemos como procesos de extinción rápidos, similares a los que se producen en cualquier lugar del mundo ahora mismo. Es notable la poca aten-

ción que algunos paleontólogos prestan a los estudios ecológicos sobre extinciones actuales, teniendo en cuenta que, obviamente, se podría aprender mucho sobre las ocurridas en el pasado. Las extinciones que se pueden estudiar en tiempos históricos consisten en la disminución de poblaciones cuando los niveles de fecundidad no compensan las bajas por mortalidad. Por debajo de cierto umbral poblacional, factores debidos al azar pueden resultar en extinciones. Pero el azar no explica la extinción, que es determinada por factores ambientales adversos. La Reina Roja no puede correr lo suficientemente rápido. Además, la pérdida de variabilidad genética puede hacer a los últimos ejemplares vulnerables a factores selectivos como las enfermedades o la introducción de competidores y depredadores nuevos. Existe toda una rama de la ecología, la biología de la conservación, que estudia estos procesos. Todos los expertos coinciden en señalar que, durante el presente siglo, una buena parte de las especies de animales y plantas se extinguirán en los fragmentos de hábitats que la humanidad no ha modificado irreversiblemente o destruido. Pensar que la enorme cantidad de especies todavía existente puede sobrevivir a largo plazo en un archipiélago menguante de reservas y parques nacionales es una quimera. Se pueden invertir fortunas en salvar por unas décadas al cóndor de California, al panda gigante, o al lince ibérico, pero para la mayor parte de las especies, no hay dinero para garantizar los mínimos poblacionales viables. La confianza en que esta crisis se puede evitar no se sustenta en nuestros conocimientos sobre genética y ecología de poblaciones. Además, muchos procesos poblacionales están asociados a umbrales por debajo de los cuales se producen cambios no lineales, colapsos en los que unas poblaciones en caída libre arrastran a otras que dependen de ellas en una disolución general de la trama de la vida basada en interacciones ecológicas.

4.13. Las extinciones como expresión de la selección natural

Al margen de estas consideraciones no muy optimistas sobre el mundo que heredarán las generaciones venideras, la lección a extraer de la llamada cuarta extinción masiva inducida por la explosión poblacional humana, es que procesos geológicamente instantáneos y que se detectarían en el registro fósil por desapariciones mucho más abruptas que las detectadas en la transición K/T pueden ser estudiados, sin embargo, por los ecólogos, como por ejemplo cambios en parámetros demográficos, cambios genéticos e interacciones con otras especies. No se trata de procesos de desaparición guiados por la ruleta y el interruptor. Los procesos de extinción actuales son selectivos, y afectan a unas especies antes y más intensamente que a otras. Por poner un ejemplo, los depredadores son los primeros en ser erradicados en muchos ambientes. En el mar, las especies de larga vida y baja fecundidad son las que peor soportan la intensa explotación a que están sometidas en la actualidad. Las especies adaptadas a hábitats periódicamente alterados, como plantas de ambientes efímeros, son las que mejor sobreviven a la urbanización creciente de amplias zonas. Los parásitos que saltan de especies amenazadas a la especie humana tienen unas perspectivas de futuro más aseguradas que los que no son capaces de realizar estos cambios de hospedador. Por ejemplo, los simios salvajes, cuyas poblaciones apenas se cuentan por centenares, constituyen un nicho ecológico poco prometedor frente a los 6.000 millones de humanos que pueblan la Tierra.

La selección natural previa tiene mucho que ver con la desaparición selectiva de poblaciones y especies. Por ejemplo, la abundancia de ciertas presas en ambientes mediterráneos ha provocado una selección a favor de la superespecialización de algunos depredadores (p. ej., el lince ibérico o el águila imperial), o la ausencia de depredadores en islas, ha condicionado la

pérdida de la capacidad de vuelo en muchas aves (p. ej., el dodo de Mauricio). La introducción posterior de nuevos patógenos de las presas (virus), o de depredadores en islas, induce unas presiones selectivas tan fuertes que conducen a la extinción. No hay nada de ruleta en las extinciones que presenciamos hoy día, ni probablemente lo hubo en las del pasado. La selección previa determina las adaptaciones que afectan a la probabilidad de extinción. La selección sigue favoreciendo adaptaciones a la convivencia con la especie dominante (lobos de basurero, osos tímidos que se adaptan a la mayor presencia humana durante los fines de semana, mirlos y urracas de parque urbano, etc.), pero su acción puede ser demasiado lenta y la variación genética insuficiente para garantizar la supervivencia de muchas especies en un escenario de cambios exponenciales en la presión humana sobre todos los ecosistemas del planeta. La selección presente ejerce directamente de ejecutora al operar de forma demasiado drástica y rápida para permitir la adaptación en un breve espacio de tiempo. Aunque en los ejemplos antes mencionados opere una selección brutal a favor de linces menos selectivos o de aves con capacidad para cortos vuelos, algo que desconocemos, pero que depende de la existencia de variación genética favorable y de suficiente plasticidad fenotípica, la fuerza de dicha selección es excesiva para permitir la supervivencia de las poblaciones. Demasiados pocos individuos pasan el filtro selectivo de la presión humana actualmente para evitar la presente extinción masiva y la primera causada, ahora sí, por un único efecto, la actividad humana.

A partir de cierto nivel poblacional, ya excesivamente bajo, los efectos del azar acaban por dominar a la selección y comienza el vórtice de la inevitable extinción. El factor causante es claramente ecológico: la explotación masiva por parte de una sola especie de prácticamente todos los recursos disponibles. A una escala temporal probablemente mucho más dilatada

que la de la actual crisis de extinciones, los efectos ambientales a largo plazo de los impactos de cuerpos celestes, o de volcanismo, o de cambios climáticos, han ejercido sobre muchas poblaciones presiones selectivas demasiado fuertes para permitir su adaptación, dada la variabilidad genética existente y los tiempos disponibles. Es una de las bases de la teoría de Darwin que la selección actúa sobre la variación fenotípica existente y de acuerdo con el ambiente presente. La extinción por falta de adaptación a cambios ambientales es un corolario cuyas condiciones se deben cumplir frecuentemente. Lo sorprendente es que no hubiera extinciones en ciertas condiciones. Pero tanto la capacidad de adaptación previa como el potencial de respuesta rápida al cambio son, sin duda, producto de la selección natural. La ruleta y el interruptor no explican la historia de la vida.

5
LA MACROEVOLUCIÓN COMO RESULTADO DE LA SELECCIÓN NATURAL

> La continuidad de la "caja de herramientas" y la continuidad de las estructuras en el transcurso de este vasto período de tiempo ilustran que no necesitamos invocar mecanismos muy raros o especiales para explicar el cambio evolutivo a gran escala. La extrapolación de variación a pequeña escala a evolución a gran escala está bien justificada. En la jerga evolucionista, Evo-Devo demuestra que la macroevolución es el producto de la microevolución a gran escala. (Sean B. Carroll, 2005)

5.1. El nuevo saltacionismo se parece mucho al antiguo

Genetistas como William Bateson (1894) o Richard Goldschmidt (1940), padre de los "monstruos esperanzados", o más recientemente Javier Sampedro (2002), y ciertos paleontólogos, como Gould (1985) o Steven Stanley (1975), han argumentado que la macroevolución y la microevolución son procesos distintos, y que la segunda no puede explicar los grandes patrones de evolución de los seres vivos. Hay dos argumentos distintos mezclados en la separación entre cambios evolutivos a nivel poblacional, por un lado, y cambios que van de la especiación a la separación entre grandes grupos taxonómicos, por otro. El primero, el de ciertos genetistas del desarrollo, postula que los cambios en los genes que determinan la morfología básica de los organismos durante el desarrollo son los que producen el verdadero cambio evolutivo, y que estos cambios aparentemente son tan importantes y de tal calado que escapan a la selección natural. El segundo, el de algunos paleontólogos, propone que la macroevolución no se ve afectada por la selección natural en poblaciones, sino por diferencias en las frecuencias de extinción y especiación entre taxones, un proceso aparentemente distinto. Esta idea se apoya en tendencias evolutivas inversas a las escalas micro y macroevolutivas, por ejemplo en el tamaño corporal o en estructuras fosilizables.

El primero tiene mucho que ver con la propuesta de que existen restricciones del desarrollo tan fuertes, que la selección natural resulta inoperante. El cómodo postulado de restricciones por doquier ya ha sido comentado en el capítulo 2, y los resultados sobre la gran maleabilidad del fenotipo serán tratados en los capítulos 8 y 9. Una pregunta relacionada es cómo se producen alteraciones radicales en el diseño de los organismos, lo que Gould y Lewontin denominaron con el término esencialista alemán de *Bauplan* (plan de construcción). ¿No serán dichos cambios resultantes de alteraciones en los procesos de desarrollo, algo totalmente ajeno a la selección de pequeños cambios en el genoma, y la verdadera base de la especiación y en definitiva de los patrones macroevolutivos? Richard Goldschmidt fue quizá el principal proponente de la teoría de que los cambios macroevolutivos no tenían nada que ver con las variaciones en frecuencias génicas en poblaciones que estudiaban los genetistas. Propuso un modelo saltacionista por el que los organismos sufrían radicales alteraciones fenotípicas o saltos en el morfoespacio respecto de sus ancestros, y se convertían en "monstruos esperanzados" que conducían a la evolución por vías radicalmente nuevas. Gould, influido por cierto esencialismo, apoyó las ideas de Goldschmidt sin comprometerse mucho, pues no sabía si iban a ser ratificadas por los biólogos del desarrollo. La ortodoxia de la Síntesis defendía que cambios radicales en el fenotipo eran casi siempre saltos en el vacío, y que la probabilidad de que los cambios genéticos fueran favorables aumentaba cuanto menor fuera la magnitud de dichos cambios, como argumentaban Darwin y Fisher (1930). El argumento era bastante convincente. La selección natural había pulido los fenotipos hasta llevar a una buena adaptación al medio, por lo que cualquier cambio radical alejaría al fenotipo del óptimo para el ambiente presente. Los monstruos eran por tanto especí-

menes sin perspectivas de sobrevivir y reproducirse ("monstruos sin esperanzas").

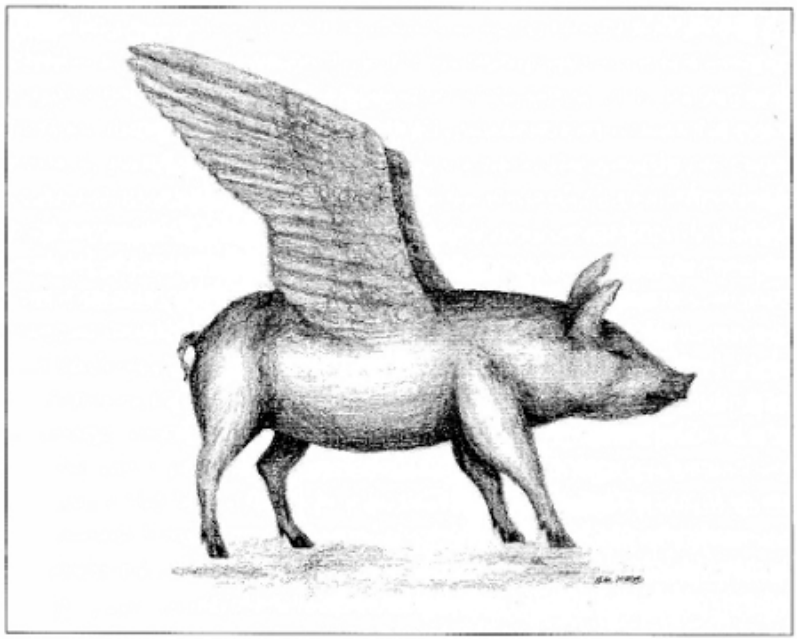


FIGURA 19. ¿Los cerdos con alas son imposibles por restricciones del desarrollo, o son posibles "monstruos esperanzados"? Gould no aclara cuál de las heterodoxias prefiere.

La defensa de Goldschmidt por Gould era también confusa porque se contradecía con el apoyo del propio Gould a la importancia de las restricciones del desarrollo, representadas por la conservación evolutiva de los diseños morfológicos o *Baupläne*. Si las restricciones del desarrollo son importantes, los saltos en el espacio morfológico serán imposibles. El esencialismo de Schelling y Goethe y los morfólogos idealistas alemanes por un lado, y el saltacionismo revolucionario de Goldschmidt por otro, son incompatibles, aunque ambas teorías están reñidas con el gradualismo darwinista. Como reza el dicho popular, "no se puede estar en misa y repicando" en el debate macroevolutivo. Otro ejemplo de intentar apuntarse tantos, aunque sean contradictorios, es el de apoyar simultáneamente a la

Evo-Devo, enfoque reduccionista donde los haya, y a la modelización holista de sistemas dinámicos complejos (capítulo 10). Como veremos, no hay enfoques más distintos de los procesos del desarrollo que éstos, pero a Gould le suenan los dos a heterodoxias convenientes para su agenda antigradualista.

5.2. La Evo-Devo contra el saltacionismo

De hecho, es la propia genética del desarrollo o Evo-Devo la que ha pulverizado todos los argumentos del restriccionismo por un lado y del saltacionismo por otro, como destaca, en la cita al inicio de este capítulo, uno de los principales representantes de esta disciplina. Para Carroll, las variaciones monstruosas expuestas por William Bateson como fuente de creatividad evolutiva y de diversificación en taxones superiores no tienen ningún papel en la evolución. Carroll *et al.* (2005) afirman que "aunque en teoría cualquier variación morfológica o genética pudiera ser seleccionada, los monstruos de Bateson (p. ej., mutantes homeóticos) son en general menos aptos que otros individuos y serían seleccionados en contra en poblaciones naturales". Para ellos, no sólo son improbables dichos saltos, sino también innecesarios. Así, "cambios morfológicos dramáticos como la transición de aletas a patas en vertebrados involucran a muchas modificaciones reguladoras del desarrollo y anatómicas que no pudieron evolucionar y no evolucionaron de forma instantánea". Para Carroll *et al.* (2005), estas estructuras fueron esculpidas por la evolución reguladora a lo largo de millones de años. Es difícil encontrar una defensa más certera del gradualismo darwinista que estas frases de un brillante practicante de la Evo-Devo.

Por tanto, no existe ninguna esperanza para los "monstruos esperanzados". La evolución de los genes llamados homeóticos,

que determinan la forma de los animales, se produce de la misma manera que la de otros genes de menor impacto, por simples mutaciones. Pero además estos genes son difícilmente modificables. La conservación de los genes *Hox* en los animales a lo largo de 500 millones de años ilustra el enorme poder de la selección natural para mantener su acción a pesar del continuo bombardeo de mutaciones (véase el texto sobre genes fósiles en el capítulo 14). Ha sido el bricolaje con las zonas reguladoras de los genes, permitiendo su activación o inactivación en distintos momentos del desarrollo o partes del embrión, el que ha dado lugar a los increíbles cambios de forma. Es decir, los genes básicos para la forma no cambian, sino que lo hacen las partes reguladoras asociadas a dichos genes (capítulo 8).

El gradualismo del cambio evolutivo predicado por Darwin se basa en que la evolución morfológica se produce lentamente (por ejemplo, 9 millones de años para la evolución de las extremidades de los tetrápodos a partir de las aletas de ciertos peces), no en que todos los cambios tengan que ocurrir por micromutaciones en genes codificadores, como pensaban los artífices de la Síntesis por desconocimiento. Para Carroll, la evolución de los genes constructores es la principal fuerza creativa en la evolución de la diversidad morfológica, desde la variación intraespecífica hasta los diseños básicos de construcción de los animales, los *Baupläne* de Gould. Por tanto, la evolución reguladora a nivel de especie es suficiente para explicar los patrones a gran escala de la evolución morfológica. Al igual que propugnaba Simpson (1944) hace ya más de medio siglo, Carroll defiende que la macroevolución es un producto de la microevolución cuando se contemplan vastos períodos de tiempo. Después de todas la elucubraciones macroevolutivas de los paleontólogos Gould, Eldredge y Stanley, los biólogos del desarrollo, estudiando la función de los genes, nos vuelven a poner los pies en el suelo y confirman la propuesta de la Síntesis Neodarwi-

nista sobre identidad genética entre macro y microevolución (aunque con otro sustrato genético). Lo que demuestra que no hay nada como un poquito de sano reduccionismo para poner a cada uno en su sitio. Los genetistas de la Síntesis propusieron pequeños cambios en genes con pequeños efectos en lugar de mutaciones en las partes reguladoras del genoma, porque no sabían cómo actuaban los genes, ni siquiera conocían la estructura del ADN. Achacar a la teoría de Darwin los insuficientes conocimientos genéticos en la época de los promotores de la Síntesis, es ignorar que la teoría no se basa en un mecanismo concreto de producción de variación heredable. Como veremos en los capítulos 8 y 16, la nueva genética del desarrollo se ha convertido no sólo en un bastión del gradualismo darwinista, sino en el más firme apoyo del papel de la selección natural.

5.3. ¿Son las especies como individuos?

El otro argumento de los partidarios de la autonomía de los patrones macroevolutivos no postula formas no graduales de cambio evolutivo, sino un mecanismo de selección al nivel de especies que es indiferente a la selección natural que opera en las poblaciones entre individuos. Las especies son consideradas por muchos filósofos como individuos, y no como categorías o clases de individuos (para un biólogo, la categorización filosófica de especies no presenta problemas, pues lo importante son sus propiedades biológicas). Como entidades históricas, localizadas en tiempo y espacio, las especies nacen, evolucionan y mueren, igual que los individuos y a diferencia de las categorías, inmutables y eternas por definición (Hull, 1980). Como individuos pueden, por tanto, sufrir selección, igual que los organismos individuales protagonistas en la selección natural de Darwin. Ninguna clase o categoría puede, por otro lado, expe-

rimentar selección dada su inmutabilidad. Tratar la selección de taxones superiores a especie en la jerarquía sistemática constituye, por tanto, un sinsentido lógico. Los taxones superiores, al basarse en clasificaciones de especies, son totalmente arbitrarios en cuanto a su definición, y no poseen identidad espaciotemporal definida. La selección de especies, aunque lógicamente posible según el concepto de especie como individuo, podría no darse. Según el filósofo David Hull (1980), la individualidad es una condición necesaria pero no suficiente para constituir una unidad de selección. En realidad, las especies son individuos algo más complicados que los organismos individuales sobre los que opera la selección natural. Por ejemplo, puede ser arbitrario definir el origen de una especie, dada la indefinición objetiva de un cambio gradual poblacional en múltiples linajes evolutivos. ¿Cuándo se inició la especie *Homo sapiens*? ¿Existe un lugar y momento exacto de nacimiento de este conglomerado de poblaciones que hoy describimos con este nombre? A la postre, la descripción de las especies como individuos no evita el esencialismo de las categorías puras. Si son individuos, deben presentar propiedades esenciales e inmutables. Algunos paleontólogos vinculados al puntuacionismo (capítulo 6) se han aferrado a este concepto de especie para postular tendencias macroevolutivas basadas en la selección de estos individuos complejos y difíciles de delimitar.

5.4. ¿Son las especies unidades de selección?

El término *selección de especies* se refiere a un proceso que opera sobre especies como unidades, y que está sobreimpuesto al proceso de selección natural en poblaciones. Se supone que forma la piedra angular de una nueva teoría jerárquica de la evolución con pretensiones de reemplazar a la tradición darwi-

nista (Eldredge, 1985). Según esta concepción, puede haber selección de objetos debido a la selección en favor de algunas de sus características. Estos objetos pueden ser genes, organismos, grupos, especies y taxones superiores monofiléticos. Todos ellos poseen rasgos que pueden determinar su éxito diferencial en relación a objetos del mismo nivel jerárquico, aunque no todos ellos son individuos en el sentido filosófico que tratábamos anteriormente (sólo los organismos y las especies lo serían). Hay que dejar claro que la selección de especies no se refiere a cambios en las abundancias de ciertos taxones si no se contemplan dichas abundancias como debidas a la presencia de algún rasgo distintivo. Así, la extinción de los dinosaurios no se explica por selección de especies si no se especifica el rasgo que determinó su extinción. Sin rasgos de especies, los patrones observados pueden deberse al azar y no requerir ninguna explicación macroevolutiva especial. Esta deriva de especies (véase más adelante) podría deberse a múltiples procesos de selección natural que operan en poblaciones de muchas especies y que determinan mayores o menores probabilidades de extinción o especiación.

Así pues, nuestra pregunta debe ser: ¿Se debe la mayor o menor presencia de un cierto carácter en el registro fósil a la selección natural, o a la selección de especies? Por ejemplo, supongamos que intentamos explicar el aumento de tamaño en el linaje de los actuales caballos (équidos). ¿Son los équidos mayores ahora porque las especies grandes especiaron más y se extinguieron menos, o porque en cada especie hubo una selección a favor de un mayor tamaño? Aunque la selección de especies puede funcionar en modelos matemáticos, la cuestión es determinar qué rasgos han sido seleccionados a nivel de especie y la frecuencia de dichos rasgos. ¿Son el vuelo de las aves, la ecolocación de los murciélagos, la cripsis de muchos insectos, los ojos de los vertebrados y cefalópodos, o la polinización por in-

sectos, rasgos cuya presencia en la actualidad se debe a selección de especies, o muchos de ellos están presentes porque han sido favorecidos por la selección natural en el seno de cada especie? El otro tipo de preguntas que nos podemos hacer se refieren a si un taxón superior presenta una mayor riqueza de especies porque posee un determinado carácter que ha sido sometido a selección de especies. Por ejemplo, ¿se debe la dominancia de las plantas con flores a selección natural en muchas especies, determinando sus tamaños poblacionales y su capacidad competitiva, o alternativamente a su mayor propensión a formar nuevas especies (selección de especies)?

Como señala Antoni Hoffman (1989), que se puedan describir tendencias temporales en distintos niveles jerárquicos como individuo, grupo y especie, no quiere decir que se hayan producido por procesos de selección específicos de cada uno de estos niveles. Es decir, que estas tendencias temporales pueden deberse a procesos de selección que operan sólo a un nivel de la jerarquía, pero se manifiestan a todos los niveles. Así, la existencia de genes que favorecen conductas agresivas en ciertos contextos sociales, la existencia de grupos compuestos por individuos agresivos y la prevalencia de especies que presentan estas conductas, podrían deberse todas ellas a la selección de individuos por su comportamiento agresivo en numerosos grupos y especies. Hoffman (1989) ha propuesto el concepto de *reduccionismo pragmático* para mantener un mínimo necesario de principios generales incorporados en el marco conceptual de las explicaciones evolutivas. Según este concepto, "en general, si se conoce la operación de un conjunto de procesos causales en la naturaleza, las explicaciones científicas pueden incorporar otros procesos hipotéticos solamente en situaciones en las que los procesos conocidos no son suficientes para construir una explicación satisfactoria en condiciones iniciales y limitantes realistas". Por ejemplo, cualquier propiedad de una

molécula que se pueda explicar por las propiedades de sus átomos no requiere más explicación según el reduccionismo pragmático. En realidad se trata de una versión del principio de parsimonia ampliamente aceptado en ciencia, y que se denomina en ocasiones la *navaja de Occam* por el sabio medieval que lo propuso. Que la selección natural opera a nivel microevolutivo no es algo que cuestionen los partidarios de la selección de especies; es decir, se trata de un proceso conocido. La pregunta es si la selección de especies, como proceso hipotético, cumple en la mayoría de los casos con este reduccionismo pragmático.

5.5. ¿Cómo opera la selección de especies?

Lloyd y Gould (1993) han propuesto el concepto de *aptitud emergente* de especies, es decir, que emerge de la aptitud de los individuos. Bajo esta caracterización, rasgos individuales pueden sufrir selección de especies, ya que afectan a la frecuencia de diversificación de modo no extrapolable a las aptitudes relativas de genotipos dentro de especies. El concepto de selección de especies plantea, pues, la posibilidad de que exista variación en rasgos comunes a especies, que sean traspasados a especies descendientes y que afecten a las frecuencias de extinción y especiación de las mismas. Según sus defensores, el proceso de selección de especies puede ser analizado de forma parecida a un proceso de selección natural a nivel de individuos de una población, con variación heredable en términos de parecido en algún carácter entre especies derivadas y ancestrales, y diferentes aptitudes en términos de diversificación (diferencia entre especiación y extinción). La primera pregunta que se puede plantear es si los caracteres asociados a la mayor diversificación taxonómica son los que determinan la frecuencia de espe-

ciación, o sólo están asociados a otros rasgos que verdaderamente determinan la mayor diversificación (Levinton, 2001).

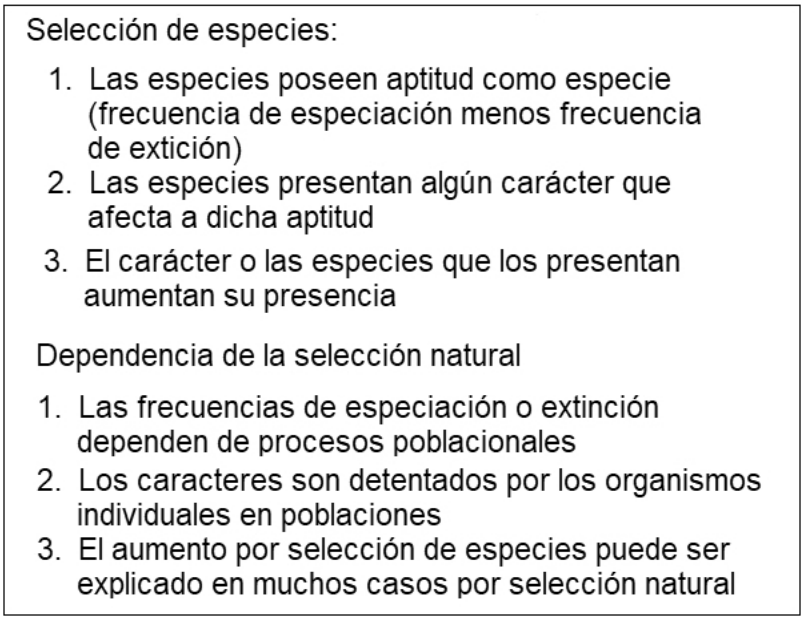


FIGURA 20. La selección de especies puede existir, pero tanto los rasgos que la explican como la aptitud de especies que intenta explicar se deben a rasgos de los individuos en poblaciones sometidas a selección natural.

Algunos rasgos se extienden por su asociación a grupos de especies exitosas, no porque confieran una ventaja a sus portadores. Además, los caracteres que determinan la aptitud diferencial de las especies son normalmente portados por organismos individuales. Y dado que la divergencia conducente a especiación está fuertemente relacionada con la selección natural (véase capítulo 12), es la selección natural la que determina la frecuencia de especiación al operar más rápidamente en unos taxones que en otros. Como veíamos en el capítulo anterior, la selección natural está seguramente implicada en la frecuencia de extinciones también. Es decir, la aptitud de taxones (especiación menos extinción) es un producto de la selección natural de individuos. Sobreviven (especiación menos extinción) mejor las especies con un determinado carácter (p. ej., tamaño pequeño),

pero no sabemos por qué si nos quedamos en el nivel de especie. Las especies compiten con otras especies por sobrevivir o especiar a través de los miembros individuales de dichas especies. Son los individuos los que compiten y pasan hambre o son depredados, y los portadores de los caracteres que determinan aptitud. Como señaló Hoffman (1989), la selección necesita un mecanismo selector, y la competencia entre especies es casi siempre expresión de la competencia ecológica entre organismos, es decir, individuos que compiten por algún recurso limitante. Prescindir de la competencia ecológica limita el valor explicativo de la selección de especies. Hablar de selección de especies sin referirse a selección natural en poblaciones es un eufemismo para describir patrones cuya causa desconocemos, como no sea la de un proceso subyacente, la selección natural entre individuos, cuyo mecanismo sí conocemos. Es por ello que resulta necesario determinar si el patrón explicado por selección de especies no puede también explicarse por pura selección natural. Ello puede hacerse tanto en especies fósiles como en especies actuales.

5.6. Selección de especies deducida del registro fósil

La selección de especies ha tenido cierta popularidad entre paleontólogos. Así, David Raup (1986) concluyó de sus estudios de extinciones masivas que las extinciones son selectivas en cuanto a las morfologías de los organismos extintos, pero que esa selectividad es a menudo contraria a las tendencias generales observadas durante períodos de extinción normal. La idea básica es que las especies o grupos taxonómicos se extinguen o diversifican por causas ajenas a los procesos de selección natural en las poblaciones de que se componen (véase el estudio de Jablonski en el capítulo anterior). El especialista en macroevo-

lución Stanley (1975, 1979) considera que los eventos de especiación generan variación morfológica entre especies, y que diferencias en las frecuencias de extinción o de formación de nuevas especies determinan las tendencias evolutivas en la morfología de los organismos. Evidentemente, Stanley se ciñe a la morfología porque es todo lo que puede ver en el registro fósil. Para Stanley, los cambios morfológicos por selección natural en cada una de las especies son irrelevantes; lo importante son las frecuencias de extinción y de especiación, que son supuestamente debidas a procesos ajenos a la selección natural. Los rasgos que predominan no lo hacen porque cambian en cada población sujeta a selección, sino porque están presentes como rasgos fijos en grupos de especies con mayor especiación o menor extinción. Para los paleontólogos puntuacionistas Eldredge y Gould (1972), la selección de especies significa que la modificación evolutiva durante la historia normal de una especie (o evolución anagenética) tiene una velocidad insuficiente para explicar la variación morfológica a nivel macroevolutivo. La cladogénesis, ajena a la selección natural, viene a cubrir esta laguna explicativa. El postulado sobre cambio morfológico durante la especiación como ajeno a la selección natural es una de las bases del puntuacionismo (capítulo 6).

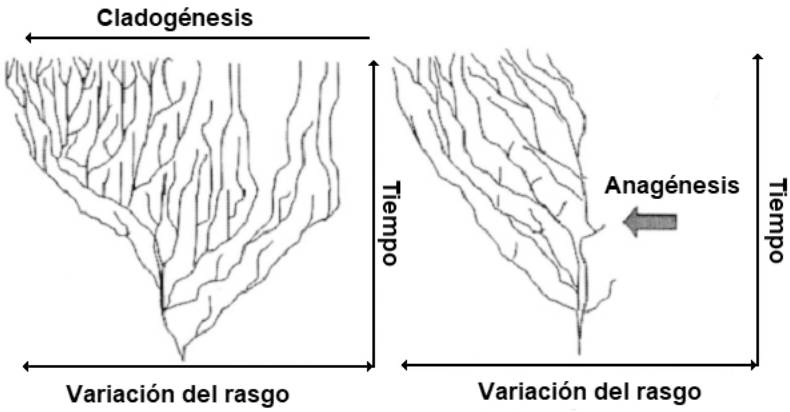


FIGURA 21. Modelo macroevolutivo del cambio en un rasgo basado sólo en cladogénesis diferencial (velocidad de ramificación) *a la izquierda*, y modelo alternativo *a la derecha*, basado en anagénesis (cambio sin ramificación) en las ramas expuestas a selección natural. En el primero la variación del rasgo está sesgada hacia la izquierda por la mayor frecuencia de especiación, mientras que en el segundo el sesgo se debe a una presión selectiva común a todos los taxones hacia la izquierda de la distribución del rasgo. El primero sustenta a la selección de especies o clados, el segundo se debe exclusivamente a selección natural.

Para los partidarios de la selección de especies, existen tres patrones macroevolutivos posibles: 1. *Deriva de especies*, en la que las tendencias morfológicas se generan por eventos de especiación y extinción totalmente al azar respecto a procesos evolutivos dentro de poblaciones; 2. *Selección de especies*, en que los caracteres morfológicos cambian en frecuencia por sesgos en las frecuencias de especiación y extinción; y 3. *Selección de individuos* (la propuesta por Darwin), cuya aptitud por sí sola explica la probabilidad de especiación o extinción de las especies. Para la deriva de especies, Eldredge y Gould (1972) sugirieron que la especiación podría generar un conjunto de nuevas morfologías distribuidas al azar en el espacio de formas posibles. De esta variación en todas direcciones, la selección de especies eliminaría una fracción sesgada en alguna dirección, determinando así una tendencia evolutiva. Sin embargo, no tiene ninguna base científica plantear la generación de formas al

azar. Diversas limitaciones funcionales, genéticas y del desarrollo condicionarán inevitablemente el abanico de formas posibles. Es una clara evidencia de las contradicciones en las que se movía Gould, el postular cambios al azar en cualquier dirección, por un lado, y constricciones del desarrollo de todo tipo, por otro. La ecología tampoco apoya el papel evolutivo de la deriva de especies. El componente ecológico de la especiación es el argumento más poderoso contra la idea de que las especies se producen azarosamente en cualquier dirección sin verse afectadas por la selección natural. Esta nueva aplicación del azar, tan defendida por los puntuacionistas, no tiene en cuenta que la especiación se produce aislando poblaciones en ambientes ecológicamente diferentes y determinando preferencias de apareamiento. ¿Cómo es posible evitar la acción de la selección natural si todos los mecanismos de especiación propuestos (véase capítulo 12) incluyen separación ecológica y preferencias sexuales? Si la especiación está sesgada en los casos achacados a selección de especies por Gould y Stanley, ello puede ser por presiones ambientales sostenidas que determinan una intensa selección natural. Así, Hoffman (1989) postula la plausibilidad de especiación sesgada debida a la adaptación a gradientes ambientales o a tendencias temporales persistentes en presiones ecológicas.

Además, la selección de especies planteada por los paleontólogos se basa en cálculos de cladogénesis obtenidos en el registro fósil. Dado que los paleontólogos caracterizan a las especies por su morfología, la determinación de especiaciones a lo largo de un linaje continuo es un puro ejercicio tautológico. Los postulados "las especies son nuevas morfologías" y "la especiación se caracteriza por crear nuevas morfologías" componen un auténtico círculo vicioso, como han planteado Levinton y Simon (1980). Esta circularidad afecta también al puntuacionismo (véase siguiente capítulo).

FIGURA 22. La evidente circularidad de la caracterización de especies por los paleontólogos no ha desanimado a algunos de ellos a deducir consecuencias de la misma.

5.7. Tendencias en caracteres

Como veíamos antes, hay dos tipos de patrones que se podrían explicar por selección de especies. El primero incluye patrones en la presencia de un rasgo determinado. Un ejemplo de tendencias a largo plazo es la evolución de estructuras defensivas de organismos marinos a lo largo de las eras Secundaria y Terciaria. En su libro *Evolution and Escalation, An Ecological History of Life* (1987), el paleontólogo Geerat Vermeij describe la aparición en muchos taxones de características morfológicas de la concha que indican la selección ejercida por animales trituradores de conchas como crustáceos y ciertos peces. Las tendencias en forma y grosor de las estructuras protectoras se pueden asociar a cambios en la fauna de depredadores. Aunque podrían achacarse estas tendencias a la mayor probabilidad de extinción de especies con estructuras más débiles (selección de especies), existe la posibilidad clara de que se deban a la selección natural a favor de mejoras defensivas en todas las especies. Otro ejemplo es la regla enunciada por el paleontólogo Edward Drinker Cope, o regla de Cope, sobre aumento en linajes evolutivos del tamaño físico o de la complejidad o tamaño de rasgos

morfológicos como las cuernas de ungulados, utilizada por Gould (1974, 1982) como ejemplo de tendencias macroevolutivas no basadas en procesos de selección natural. Se sabe que, aparte del inevitable aumento cuando se parte de tamaños pequeños que propuso Gould, la selección sexual y social, a nivel de poblaciones, tiende a favorecer tamaños cada vez mayores en los machos que pueden arrastrar por correlación genética al tamaño de las hembras (West-Eberhard, 2003). Esta tendencia continua a aumentar de tamaño puede acabar reflejándose en tendencias evolutivas a largo plazo. En resumen, escarbando bajo las supuestamente extrañas tendencias macroecológicas se encuentra frecuentemente a las nada extrañas presiones selectivas observadas en poblaciones ahora mismo.

5.8. Tendencias en abundancia de taxones

La otra pregunta se refiere a si la abundancia diferencial de taxones (unos con más especies que otros) se debe a determinados caracteres, que por tanto estarían experimentando selección de especies. Hoffman (1989) establece tres condiciones necesarias para que se pueda invocar la selección de especies para explicar una tendencia evolutiva en riqueza de taxones. La primera es que los taxones, además de mostrar una riqueza de especies claramente diferente (si no, no hay nada que explicar), deben ser monofiléticos y estar estrechamente emparentados, deben tener una similar duración geológica, y deben diferir en algún rasgo que no muestre variación dentro del taxón, sólo entre taxones (el rasgo causante del patrón). Si los taxones no son monofiléticos, sino grupos artificiales de especies con diferentes genealogías, no hay razón para suponer que un único proceso biológico es responsable de las diferencias en número de especies. La segunda condición es que se debe identificar

una propiedad en un taxón que contribuye a aumentar su potencial de especiación o su vulnerabilidad a la extinción. Sin dicha condición, no habría selección, sino deriva de especies. La tercera es, obviamente, que el patrón no se pueda explicar por selección natural en poblaciones de las especies incluidas en los taxones comparados. También para Williams (1992), los rasgos estudiados deben mostrar una relación directa con frecuencias de especiación y extinción independientes de sus efectos sobre el éxito de individuos en las poblaciones de las especies estudiadas. Es decir, sólo cuando los procesos de selección a distintos niveles van en direcciones opuestas puede realmente demostrarse un papel independiente de la selección de especies o clados en la evolución de cualquier rasgo.

Por citar un patrón achacado a selección de especies o clados, Van Valen (1975) mostró que los géneros de mamíferos y de foraminíferos pequeños tienen una mayor diferencia entre frecuencia de formación de nuevos géneros y frecuencia de extinción de los mismos, es decir, una mayor aptitud a nivel de género. Estos casos no cumplen ninguna de las condiciones postuladas por Hoffman. Los grupos de taxones comparados en base al tamaño no son monofiléticos. Como bien señala Hoffman, tampoco queda claro si el tamaño es el rasgo que realmente confiere aptitud diferencial a los géneros, por lo que no se cumple la segunda condición. El tamaño *per se* es sólo un correlato de muchas otras características fisiológicas y ecológicas. Por último, es dudoso que se puedan disociar los patrones de extinción y formación de nuevos clados de la selección natural en poblaciones, por lo que no se cumpliría tampoco la tercera. Así, los géneros de mamíferos de gran tamaño se extinguen con mayor frecuencia, pero ello puede depender de numerosas razones ecológicas que afectan a la capacidad de las poblaciones de grandes animales que conforman dichos clados para responder a la selección (elevadas necesidades energéticas, bajas fe-

cundidades, largos períodos intergeneracionales, complejas conductas sociales, bajos tamaños poblacionales, etc.). El tamaño poblacional está asociado a la probabilidad de extinción, como se comprueba en la crisis de extinciones actual de forma cotidiana. Los clados de mamíferos de pequeño tamaño podrían diversificarse más porque los individuos de sus poblaciones se reproducen antes y más rápido, lo que permite una velocidad evolutiva mucho más rápida y por tanto un mayor potencial de divergencia evolutiva conducente a especiación. También sus poblaciones se ven separadas por un mayor número de accidentes geográficos que las de mamíferos grandes, lo que facilita la divergencia adaptativa en alopatría (capítulo 12).

Hoffman (1989) ha revisado detenidamente los datos y ha concluido que ningún estudio cumple las tres condiciones. El caso más convincente que encuentra es el de la abundancia de taxones sexuales, supuestamente debida a la selección de especies a favor de la reproducción sexual. Así, Van Valen (1975) mostró que especies que pierden la capacidad de reproducción sexual están siempre taxonómicamente aisladas. Aparentemente, estas especies nunca dan lugar a un grupo de especies asexuales emparentadas. La selección de especies parece favorecer consistentemente a los clados sexuales frente a grupos de clones asexuales, dado que se diversifican más. Sin entrar en detalles, la reproducción sexual significa dividir por dos la representación genética propia en los descendientes con respecto a la partenogénesis u otro modo de reproducción asexual. Se supone que la selección natural no debería favorecer la reproducción sexual, por lo que sólo la selección de especies podría explicar la predominancia de la reproducción sexual en la naturaleza. Las especies sexuales serían menos propensas a extinguirse debido a la mayor diversidad genética promovida por la recombinación. Pero la reproducción sexual no es una característica común a los individuos de muchas especies, en que existe

la partenogénesis facultativa, por lo que no se cumple la primera condición de Hoffman. Además, ello indica que hay ventajas para los individuos en la reproducción sexual, sin necesidad de invocar la selección de especies, por lo que tampoco se cumple la condición tercera. Williams (1975) y Bell y Maynard Smith (1987) han presentado otras razones por las que la reproducción sexual presenta ventajas inmediatas para los individuos. Y no olvidemos que la reproducción sexual ya no es opcional en muchas especies, debido a la ingente cantidad de adaptaciones para la misma que han evolucionado posteriormente a su adquisición, por lo que la selección natural no favorece en absoluto abandonar dicho modo de reproducción (West-Eberhard, 2003). Al final de su revisión, Hoffman concluye que la selección de especies no es nada más que una explicación en busca de fenómenos que explicar. La explicación que se quiere dar a los patrones macroevolutivos no tiene que ver con su necesidad, sino con la justificación de una teoría que prescinda de la selección natural.

5.9. Selección de especies deducida de patrones actuales

Pero la selección de especies también cuenta con partidarios entre los neontólogos. Para Coyne y Orr (2004), en su monografía sobre especiación, cualquier rasgo de los individuos de una especie asociado a la probabilidad de especiación neta es un rasgo favorecido por la selección de especies. No es necesario, para estos autores, acudir al registro fósil para evaluar si algunos taxones son más exitosos en términos de producción neta de especies. Basta comparar el número de especies actuales en grupos de la misma edad aproximada (es decir, derivados de ancestros comunes coetáneos). A diferencia de las fósiles, en estas especies se pueden estudiar las diferencias en propiedades

ecológicas, morfológicas o fisiológicas que podrían explicar el éxito de la especiación (Coyne y Orr, 2004). Así, se ha comprobado que la importancia de procesos de selección sexual en taxones animales puede explicar su actual diversidad, lo mismo que ocurre para la polinización por animales en plantas. Sólo se pueden utilizar este tipo de comparaciones con especies actuales, cuando se predice que las frecuencias de extinción varían, en función de los caracteres, en el mismo sentido que las frecuencias de especiación. Si se predicen tendencias opuestas en las frecuencias de especiación y extinción en respuesta al mismo rasgo, no podemos determinar si el rasgo ha aumentado su prevalencia por favorecer la especiación o por reducir la extinción de especies. Como ejemplo de tendencias de signo común, la selección sexual puede favorecer tendencias positivas en la frecuencia de especiación (favorece el aislamiento reproductivo), pero también en la de extinción (favorece la reducción en el número de individuos que consiguen aparearse como consecuencia de una intensa poliginia o la reducción de la población al permitir la evolución de rasgos en los machos que reducen su viabilidad). Uno de los efectos más notorios de la selección sexual es promover la diferencia de color entre los sexos, un índice cómodo de su importancia relativa. Varios estudios comparativos realizados con aves han demostrado que las especies con sexos de coloración diferente colonizan peor las islas al ser introducidas y se extinguen con mayor probabilidad que las monocromáticas (McLain *et al.*, 1995; Doherty *et al.*, 2003). También la polinización por animales podría favorecer la extinción de plantas al incrementar la dependencia respecto al polinizador. Si estos rasgos pueden favorecer la extinción de especies, la mayor diversificación de los taxones que los presentan sólo pueden deberse a que favorecen la especiación. Hay que mencionar aquí que el argumento sobre mayor diversidad de especies con dimorfismo en coloración puede ser circular si

la determinación de especies se hace teniendo en cuenta caracteres morfológicos como coloración del plumaje, y no de acuerdo con caracteres moleculares o fisiológicos menos aparentes. Sólo parecería que hay más especies dimórficas porque son las menos crípticas a ojos del taxónomo.

Existen, según Coyne y Orr, rasgos que aparentemente favorecen la especiación, y por tanto la diversificación. Dichos rasgos podrían ser seleccionados a nivel individual dentro de cada especie, al mismo tiempo que a nivel de especie por una mayor frecuencia de especiación. Pero ambos procesos están ligados. Si los rasgos están presentes en muchas especies porque han sido favorecidos por selección natural en todas ellas, ello puede deberse a una presión ambiental común ampliamente distribuida. Esta mayor distribución geográfica de la presión ambiental podría expresarse en una mayor distribución de las especies portadoras del rasgo, y ello, automáticamente, aumentaría la probabilidad de divergencia y aislamiento genético (capítulo 12). Tampoco olvidemos que la selección sexual es una forma de selección natural que opera entre individuos de una misma población. Es decir, la selección de especies no deja de ser un proceso que cabalga sobre la selección individual darwiniana. Por ejemplo, si en un ejercicio de imaginación nos olvidamos, por un momento, de la división específica (algo difícil para cualquier biólogo), y contemplamos a todas las aves como un solo grupo, la presencia del vuelo en la mayoría de los individuos podría explicarse por la fuerte selección a favor de mantener este carácter ancestral en todos los individuos. Hay que tener en cuenta que la selección natural está preservando caracteres frente al bombardeo de mutaciones, no sólo favoreciendo novedades (capítulo 15). ¿Aporta algo más a la explicación de la preponderancia del vuelo en las aves el contemplarlas separadas en especies aisladas genéticamente? Aunque la selección de especies se pueda formalizar matemáticamente como un proce-

so a otro nivel de explicación, no deja de ser una expresión del proceso subyacente. Este proceso puede ser tan potente que no permita detectar procesos de selección a niveles jerárquicos superiores.

5.10. ¿Es la selección de especies lo suficientemente rápida?

La genética no apoya el papel de la deriva de especies. Una de las condiciones para que la deriva de especies sea importante es que la longevidad de las especies tendría que ser breve en relación con la frecuencia de mutación genética. Medidas realistas de frecuencias de mutación indican que el poder de la selección o deriva de especies para vencer a los procesos intrapoblacionales es normalmente insuficiente. Estos argumentos sugieren que es extremadamente improbable que estructuras complejas hayan surgido por deriva de especies. Modelos matemáticos de genética de poblaciones indican que el potencial de la evolución anagenética es enorme, y que es desde luego muy superior a mecanismos que dependen de un proceso análogo a la evolución neutral de moléculas. Existe acuerdo entre genetistas de poblaciones en que la selección siempre es mucho más potente que la deriva produciendo tendencias evolutivas.

La selección de especies adolece de los mismos problemas. Existen muchos más alelos diferentes en una población que especies en un grupo taxonómico, por lo que la selección anagenética en poblaciones tiende a ser más fuerte que la selección de especies. Así, muchos modelos de genética de poblaciones favorecen la importancia de la evolución anagenética dentro de poblaciones frente a la variación en aptitud de las propias especies (Levinton, 2001). El potencial explicativo de la selección de especies depende de las diferencias en las velocidades de respuesta de la evolución intraespecífica y de la frecuencia de es-

peciación. Si la variabilidad genética es elevada debido a un flujo continuo de mutaciones, la evolución dentro de cada especie sería un proceso demasiado potente para ser dominado por cambios en la abundancia relativa de especies con rasgos fijos (Rice, 1995). Imaginemos una especie que por causas ambientales se ve dividida en dos poblaciones aisladas, adaptadas cada una a sólo parte del espectro de variación ambiental de la especie. Si la variación genética y la selección son lo suficientemente fuertes, cada una de ellas evolucionará hasta adaptarse a todo el espectro de variación ambiental de la especie original. Si ello no es así, y una de las poblaciones se extingue, la evolución subsiguiente partirá de adaptaciones a sólo una parte del espectro de variación ambiental de la especie original. En este segundo caso, la selección entre especies determinaría el punto de partida para la evolución subsiguiente. Este caso necesita frecuencias de extinción muy rápidas para contrarrestar a la selección natural.

5.11. ¿Existen rasgos de especies que no se deben a rasgos individuales?

La selección de clados o especies no explica la presencia o frecuencia de la mayoría de los rasgos observables, pero podría explicar la evolución de rasgos que sólo tienen sentido a nivel de especie o clado. ¿De qué rasgos estaríamos hablando? Para Vrba (1983), existe una diferencia entre la "verdadera" selección de especies, que únicamente trata caracteres emergentes de especies que no son producto directo de las propiedades de los individuos que las componen, y lo que ella llama *sorting* de especies, que contempla la distinta diversificación de taxones debida a las propiedades de los individuos que los componen (la selección de especies tratada hasta ahora). Los caracteres emer-

gentes serían, por ejemplo, el tamaño del área de distribución o grado de fragmentación de dicha área. Sin embargo es muy difícil separar estos rasgos emergentes de especies de los rasgos de los individuos que las componen. Así, por ejemplo, la amplitud de distribución geográfica de moluscos marinos, negativamente correlacionada con la frecuencia de extinción (Jablonski, 1987, 1996), podría ser sólo la expresión de propiedades de los individuos, como tendencia migratoria, distancia de desplazamiento o adaptación a una mayor diversidad de ambientes (plasticidad fenotípica). Al final, la mayoría de los casos de selección de clados sólo se explican por propiedades de los individuos que los componen, que determinan procesos de selección natural o sexual y explican sus frecuencias de especiación y extinción. Sin remitirnos a las propiedades de los individuos, sólo hay explicaciones basadas en factores como tamaño del área de distribución o tamaño poblacional de una especie, los cuales, asimismo, se basan en propiedades de los individuos que componen los clados (generalismo o especialización en uso del hábitat, dieta, capacidad de dispersión, fecundidad y longevidad, etc.). No hay mecanismo alguno que explique la mayor diversificación de clados con mayores tamaños poblacionales o mayores áreas de distribución que no se sustente en la selección natural entre individuos por competencia ecológica.

5.12. El lienzo a gran escala de la macroevolución

En este capítulo hemos visto que la selección de especies cabalga sobre la selección natural para la mayoría de los rasgos, y que ambos procesos no pueden separarse. No hay rasgos emergentes de especies sin relación directa con rasgos individuales subyacentes. También hemos sugerido que sólo cuando ambos procesos van en direcciones opuestas, puede evaluarse el papel

independiente de la selección de especies. Numerosos modelos matemáticos sugieren que la selección de especies es demasiado lenta para hacer frente a la selección natural entre individuos. Además, los modelos tratan el cambio evolutivo, pero la fuerza de la selección natural es muchas veces fundamentalmente conservadora. Aquí su papel actúa continuamente y a diario, manteniendo ciertos caracteres constantes (capítulo 15). Esa fuerza es imbatible por cualquier proceso basado en la especiación, que ocurre cada miles de años o incluso con menor frecuencia todavía. El carácter explicativo de la selección de especies es muy atractivo para esencialistas y emergentistas, pero no puede serlo para biólogos reduccionistas que intenten basar sus explicaciones en mecanismos objetivamente comprobables. La afirmación de que "muchos rasgos han llegado a la prominencia por medio de su vinculación fortuita con elevadas frecuencias de especiación" no tiene en cuenta que los rasgos prominentes no pueden haber escapado al filtrado de la selección para mantenerlos o hacerlos desaparecer (capítulo 15). Si esos rasgos no fueran mantenidos por selección natural en los individuos de las especies, es improbable que llegaran a ninguna prominencia. La especiación difícilmente mantendrá rasgo alguno si no es por la selección natural favorable que subyace como una fuerza continua e inevitable, de generación en generación. Otros rasgos que llegan a ser prominentes en los clados que resisten a las grandes extinciones, lo hacen por su asociación a la resistencia de los individuos a cambios ambientales más o menos dramáticos y más o menos espaciados en el tiempo, como veíamos en el capítulo anterior. Estos rasgos pueden ser más o menos ancestrales o derivados, y todos surgieron por selección natural entre individuos.

La macroevolución no deja de ser un lienzo a gran escala que resume infinidad de procesos microevolutivos que se producen todos los días pero que no somos capaces de visualizar. A gran

escala sólo vemos una imagen borrosa donde ya no se percibe el mecanismo que opera continuamente, sólo unas tendencias vagas y difusas de las que extraemos conclusiones *a posteriori*, como si estuviéramos descubriendo un proceso mecanístico real. Pero es sólo un sueño, la búsqueda de la emergencia de algo nuevo sin mecanismo subyacente. Tiene el atractivo de la magia, de la prestidigitación, pero es un truco de nuestra poderosa mente analítica.

6

LOS EQUILIBRIOS PUNTUADOS, ESPECIACIÓN Y ESTASIS: ¿REVOLUCIÓN O MITO?

> Muchas especies, una vez formadas nunca experimentan más cambios […]; y los períodos durante los que las especies han experimentado modificaciones, aunque largos en términos de años, han sido probablemente cortos en comparación con los períodos durante los cuales retienen la misma forma. (Charles Darwin, 1859)

6.1. Los equilibrios puntuados

En 1859 Darwin supuso que la evolución operaba a distintas velocidades en diferentes etapas y que las especies podían permanecer, durante largos períodos de tiempo, casi sin modificaciones. Las especies cambiaban en el curso del tiempo por anagénesis, y el cambio evolutivo no estaba especialmente asociado a la separación entre nuevas especies o cladogénesis. En 1972 los paleontólogos Niles Eldredge y Stephen Gould plantearon lo que para ellos era una hipótesis revolucionaria sobre el cambio evolutivo: proponían que la mayoría de las especies surgen abruptamente como formas nuevas en el registro fósil para permanecer inalteradas por procesos de selección natural durante el resto de su existencia. Esta hipótesis pretendía sustituir la evolución gradual de nuevas formas debidas a selección natural (anagénesis) que había propuesto Darwin, por un modelo de cambios bruscos asociados a cladogénesis o especiación que interrumpían (puntuaban) prolongados períodos de estasis o equilibrios sin cambios en los fenotipos. Según los puntuacionistas, había algo especial, e inexplicable por la teoría darwinista en el fenómeno de la especiación, en que se concentraba el cambio morfológico y se transmutaban las "esencias" (el lastre esencialista es bien visible en las ideas puntuacionistas). La idea estaba basada en una hipótesis propuesta por Ernst Mayr (1963) una década antes para explicar la aparición repentina de

formas nuevas en el registro fósil, aparición repentina que Eldredge y Gould pretendían explicar y a la que Darwin había dado ya una explicación en *El origen de las especies*: "La variedades son al principio locales, haciendo menos probable el descubrimiento de eslabones intermedios. Las variedades locales no se dispersarán hacia otras regiones distantes hasta que no se hayan modificado y mejorado considerablemente; y cuando se dispersen, si se descubren en una formación geológica, aparecerán como súbitamente creadas allí, y serán simplemente clasificadas como nuevas especies".

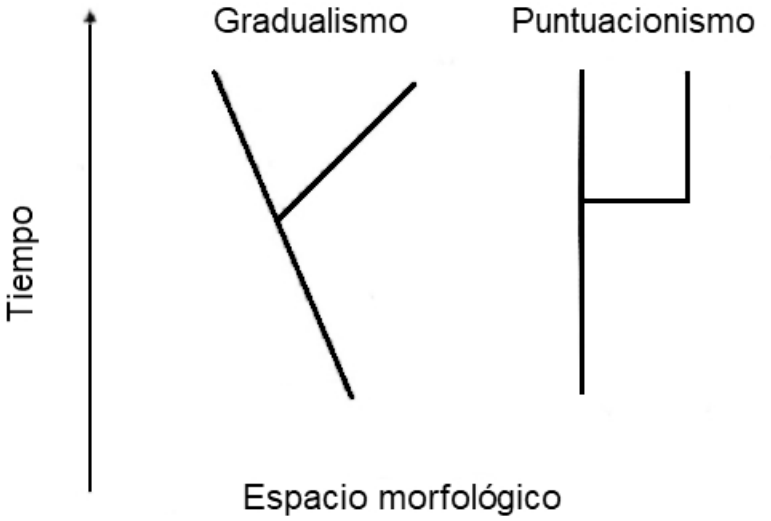


FIGURA 23. Evolución morfológica gradual o puntuada. La escala temporal no se precisa. Los tramos horizontales del puntuacionismo que denotan la puntuación morfológica pueden ser cambios graduales a una escala temporal más pequeña. Los tramos verticales del puntuacionismo se pueden ver ya en el único diagrama de *El origen de las especies*. Darwin consideraba a la estasis morfológica durante un cierto periodo como totalmente compatible con el gradualismo de los cambios. Fuente: M. Ridley. *Evolution,* 2004.

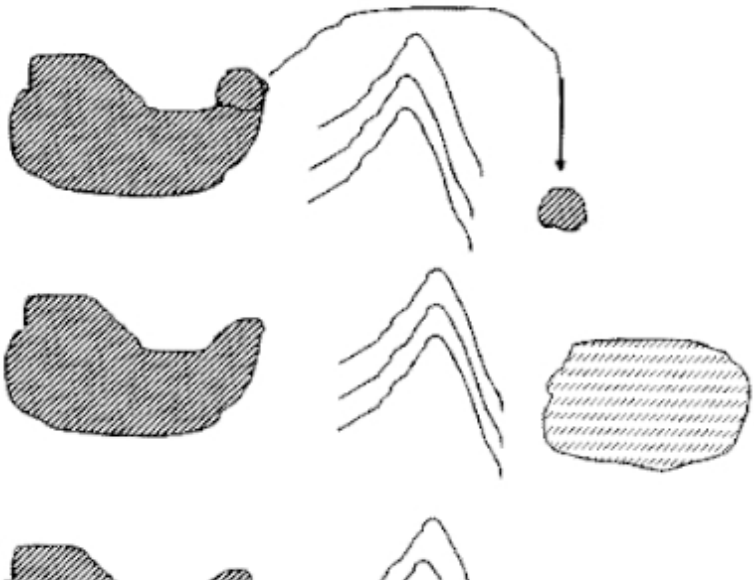


FIGURA 24. Modelo de especiación peripátrica de Ernst Mayr, fundamento técnico de la especiación puntuacionista. La imagen presenta las áreas de distribución, mientras que diferencias en la trama de fondo representan las distintas especies. Sólo en pequeñas poblaciones aisladas de su población de origen por alguna barrera (*imagen superior*) y procedentes de los márgenes de la distribución original, invisibles en el registro fósil, se producen las revoluciones genéticas (*imagen intermedia*) necesarias para producir nuevas especies que aparecen de pronto como fósiles. En este modelo, sólo la especiación produce cambio morfológico detectable (imagen inferior), mientras que la anagenesis sin especiación es invisible debida a la estasis.

A la idea de Darwin, Mayr añadió, en su modelo de especiación peripátrica, que en poblaciones periféricas y aisladas se producían sesgos en la distribución de genotipos, que inducidos por fuertes presiones selectivas en ambientes atípicos para la especie favorecían las llamadas "revoluciones genéticas" que conducían a la formación de nuevas especies. Esta especiación en pequeñas áreas marginales escapaba al registro fósil, y estas nuevas especies sólo se detectaban cuando renvadían el hábitat de sus ancestros, con los que ya no se podían mezclar. Si la hipótesis no era original, las conclusiones de Eldredge y Gould sí lo eran, e iban mucho más allá de la propuesta de Mayr. La propuesta de los equilibrios puntuados pretendía, según sus promotores, sustituir de un plumazo a la teoría neodarwinista sobre cambio macroevolutivo (por encima del nivel de población). Según la versión dura del puntuacionismo, todo el cambio macroevolutivo se debe a la especiación, mientras que las especies son totalmente inmunes a cambios anagenéticos. La versión blanda simplemente dice que hay variación en la frecuencia de cambio a lo largo de la evolución de un linaje, algo ya contemplado por Darwin y por los paleontólogos de la Sín-

tesis como Simpson. Según Levinton (2001), la versión dura tiene dos patas, ambas basadas en estudios de fósiles: 1. La especiación es un proceso especial de cambios que no tiene que ver con los cambios que se producen en especies o poblaciones a lo largo de su existencia normal en función de cambios ambientales (puntuación), y 2. Existe una constancia o estasis (equilibrio) en las morfologías a lo largo de dilatados períodos de tiempo que el gradualismo darwiniano no puede explicar, dado que existen cambios ambientales a escalas temporales más breves que la duración de estas especies. Veremos a continuación que el primer supuesto no se sostiene y que el segundo es un artefacto inducido por la visión distorsionada que tenemos del registro fósil. En general, sigo el tratamiento de Jeffrey Levinton (2001), ecólogo evolutivo profundamente crítico del puntuacionismo. Un tratamiento similar por un paleontólogo prestigioso es el de Hoffman (1989).

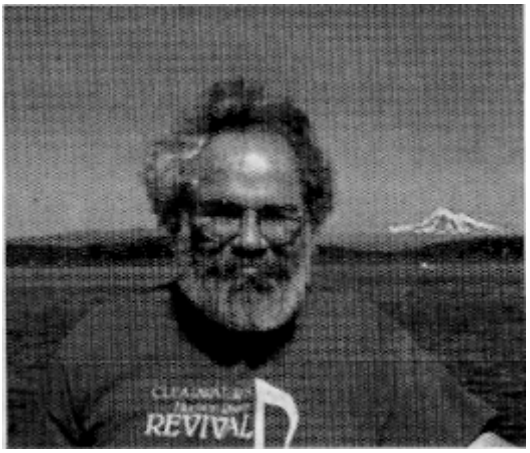


FIGURA 25. Jeffrey S. Levinton, ecólogo evolutivo y paleontólogo, ha presentado una de las críticas más detalladas del puntuacionismo.

6.2. La especiación como proceso, no como evento

¿Sucede algo especial durante la especiación que no ocurra durante la evolución fenotípica normal de poblaciones? ¿Son las especies un tipo de variación biológica especial con propiedades ajenas a la variación individual que observamos en poblaciones? Darwin quiso quitar importancia a las especies para justificar cómo podían transformarse o transmutarse a lo largo de la evolución. Para él, en contra de tipólogos y esencialistas (desde Platón, la mayoría de los filósofos defienden que lo único real son las formas puras, no el batiburrillo que observamos), la variación dentro de una especie en subespecies, variedades, morfotipos, etc., acababa pasando a variación interespecífica en una gradual transición siguiendo el viejo lema linneano de *natura non facit saltum*. En realidad, no hay ningún grado de variación morfológica que se pueda asociar a variación entre especies o que sirva para diferenciarlas.

Existen por ejemplo muchos casos de especies hermanas o muy próximas que son prácticamente indistinguibles por su aspecto físico, y que sólo se han podido distinguir por pequeñas diferencias en su ADN. Existe toda una industria en la taxonomía actual consistente en distinguir entre especies cada vez más parecidas considerando a pequeñas diferencias moleculares, dadas las ventajas para los expertos derivadas de nombrar nuevas especies e intentar justificar proyectos de investigación sobre estas nuevas especies (parece como si cuantas más especies hubiera, más importante fuera la conservación o más dramática la crisis de las extinciones). Lo que se sabe es que en muchos casos de especiación no existen saltos morfológicos detectables. No podemos predecir el grado de divergencia morfológica que va a producir la formación de una nueva especie en casos de cladogénesis. Por otro lado, las especies evolutivas o anagenéticas son sucesiones temporales de formas fósiles que se transforman una en la otra sin ramificaciones o cladogénesis. Los paleontólogos separan esas sucesiones de formas en

especies partiendo del supuesto de que las diferencias que las separan en cuanto a morfología deben ser aproximadamente del mismo grado que las que separan a las especies actuales. Como las especies actuales cada vez se diferencian menos por la aplicación de técnicas moleculares, las series anagenéticas deberían incluir cada vez más especies hasta llegar al punto en que las transiciones entre especies son apenas perceptibles, el punto al que nos quería llevar Darwin. Evidentemente, nadie niega que cierto cambio morfológico debe darse a la vez que la especiación. El modelo darwinista afirma que la especiación puede estar asociada con la diferenciación morfológica debido a la variación espacial en presiones selectivas. Esta variación promueve divergencia morfológica por selección natural y favorece la especiación por aislamiento genético entre poblaciones. La variación entre especies se puede extrapolar directamente de la variación entre poblaciones de una misma especie. Pero el puntuacionismo reclama que todo el cambio tiene lugar durante la especiación sin participación de la selección natural. Para los gradualistas, las diferencias entre especies pueden deberse a dicho cambio (cladogénesis) o a cambios en las especies antes y después de la separación (anagénesis).

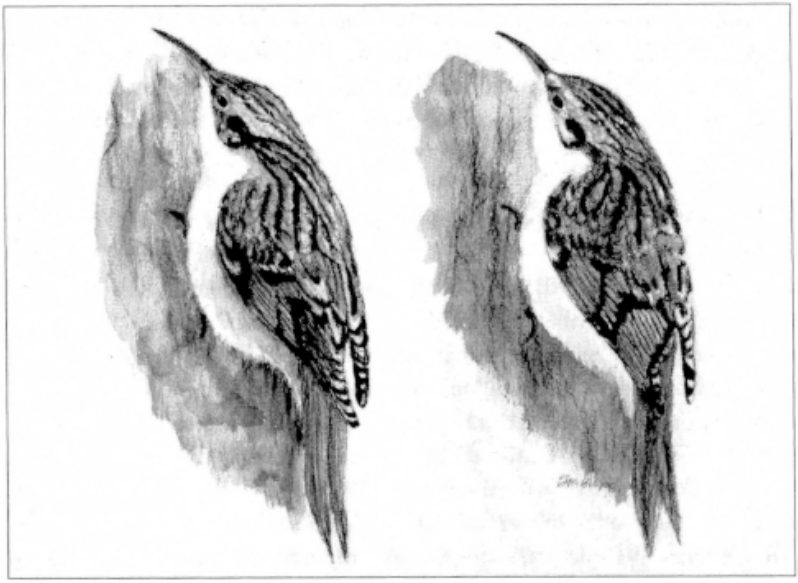


FIGURA 26. Dos especies hermanas del género *Certhia* (*C. familiaris* y *C. brachydactyla*) presentes en Europa. Los ejemplos de especies morfológicamente muy similares abundan cada vez más desde que la sistemática utiliza herramientas moleculares para determinar especies. Como pensaba Darwin, no hay nada especial en ser especie, excepto el aislamiento genético de otras formas similares.

El problema de la especiación es que no se puede observar en la naturaleza y decir: "Mira, ya se formó una nueva especie de lo que ayer era simplemente una variedad". Observamos poblaciones que suponemos de la misma especie con diferencias que van desde extremas a mínimas, y también especies distintas con todo un gradiente de diferencias entre ellas. En muchos casos no sabemos cuáles de las primeras están a punto de traspasar el umbral de especie y cuáles de las segundas realmente lo han traspasado. Las teorías más populares sobre la formación de nuevas especies, que comentaremos en el capítulo 12, implican divergencia ecológica en poblaciones más o menos separadas, la evolución de barreras de esterilidad de híbridos entre poblaciones separadas y una subsiguiente evolución de barreras anteriores al apareamiento en condiciones de coexistencia

para impedir la hibridación. Sólo minuciosos estudios sobre fertilidad de híbridos y frecuencia de apareamientos cruzados podría darnos una respuesta sobre la proximidad de las poblaciones actuales a umbrales de especiación, pero no parece ser ésa la línea en la que trabajan la mayoría de los biólogos evolutivos. En cualquier caso, la mayoría de los genes, alelos y funciones son compartidos por especies recién separadas. El límite entre plasticidad fenotípica dentro de especies es a menudo indistinguible de las diferencias entre especies hermanas (Knowlton *et al.*, 1997). Ello sugiere que la acumulación de diferencias genéticas entre especies puede ser muy lenta, aunque la creación de barreras de esterilidad o diferenciación ecológica puede ser mucho más rápida. Es decir, que lo que determina la especiación no tiene mucho que ver con la acumulación de diferencias genéticas, que son las que se expresan en diferencias fenotípicas detectables en organismos actuales y fósiles. El aislamiento puede deberse a cualquier pequeña divergencia en preferencias sexuales o a cualquier mínima incompatibilidad genética a nivel cromosómico, las cuales se deberían a pequeños cambios indetectables en la morfología de organismos actuales o fósiles.

6.3. ¿Se produce el cambio morfológico principalmente durante la especiación?

¿Se puede asociar la especiación a cambios drásticos en morfología? Que la especiación no tiene mucho que ver con la divergencia morfológica se demuestra en mamíferos del Pleistoceno (Carroll, 1997). La frecuencia de especiación en mamíferos es mayor en grupos de tamaño corporal pequeño, dada la mayor subdivisión de sus poblaciones. Si la frecuencia de especiación como característica de la aptitud de clados (véase capí-

tulo 5) fuera importante en la evolución morfológica, la velocidad evolutiva sería mayor en clados de mamíferos pequeños, pero el patrón es el contrario: su morfología apenas cambia. Existen casos que demuestran una transición gradual entre variación morfológica intrapoblacional y variación entre especies. Un caso históricamente interesante es el de la evolución del mimetismo o imitación en mariposas. Algunas especies imitan a otras tóxicas para los depredadores, evitando así ser comidas. Fue el descubridor del fenómeno, el naturalista Henry W. Bates, el que propuso en 1862 que la variación de diseños de la coloración de las alas dentro de una especie tóxica acabaría resultando en formación de nuevas especies miméticas. En cambio, el partidario de las macromutaciones Richard Goldschmidt propuso en 1945 que la variación entre especies en patrones de mimetismo sólo podía deberse a macromutaciones y saltos bruscos entre especies. Turner (1981) ha mostrado, sin embargo, que en el género *Heliconius* los genes que determinan el mimetismo tienen efectos de mayor o menor grado. Y que la marcada divergencia entre razas o variedades de la misma especie puede ser perfectamente extrapolada a diferencias interespecíficas. No hay saltos bruscos asociados a la formación de especies. Ya hemos comentado anteriormente el argumento circular y vicioso de deducir especiación de cambios morfológicos en series continuas de evolución de linajes, y luego argumentar que la especiación está asociada a cambios en morfología. Que la variación entre especies sea mayor que la intraespecífica puede querer decir que ha pasado más tiempo para inducir cambios anagenéticos cuando se pasa de una especie a otra en el registro fósil, no que haya habido cambios bruscos durante los eventos de especiación. La variación morfológica asociada a eventos de especiación (variación cladogenética) es muy diferente entre distintos grupos de organismos. Por ejemplo, en mamíferos es casi el doble que en reptiles y anfibios (Levinton,

2001). No hay pues un grado de variación morfológica entre especies comparable entre distintos grupos de organismos. La relación entre especiación y cambio morfológico puede ser una mera coincidencia o es inversa a la predicha por el puntuacionismo, es decir, que es la evolución morfológica la que arrastra a la especiación y no al revés.

6.4. ¿Se produce el cambio cromosómico principalmente durante la especiación?

Ya que no parece traspasarse ninguna barrera en cuanto a variación morfológica en la especiación, ¿puede haber una barrera en cuanto a variación en la forma y número de los cromosomas? Si un cromosoma cambia su forma sin que lo haga su pareja, la división del núcleo, en la que los cromosomas se disponen previamente por parejas, puede resultar problemática. Sólo podría darse en pequeñas poblaciones por efectos del azar o deriva genética y sin apenas selección. Cuando diferencias en aptitud se asocian a variación cromosómica, no está claro que estas diferencias no se deban a los grupos de genes afectados por los cambios cromosómicos, más que a los cambios cromosómicos en sí mismos. Hay en ocasiones subespecies o razas que se distinguen por sus cromosomas. En algunos casos, es difícil determinar si son ya realmente especies separadas; es decir, la variación cromosómica no permite determinar por sí misma el estatus específico. Existen casos de marcada diferenciación cromosómica asociada a una total compatibilidad reproductora. Además, estas razas cromosómicas apenas se diferencian morfológicamente. Tampoco está demostrado que el aislamiento genético provenga de incompatibilidades cromosómicas y no de mecanismos debidos a genes (Levinton, 2001).

Algunos autores mantienen que la evolución cromosómica es una causa de evolución morfológica, de lo que esperaríamos una correlación entre frecuencia de especiación, variabilidad cariotípica (el cariotipo se refiere al número de cromosomas característico de la especie) y evolución morfológica. Por ejemplo, Bush *et al.* (1977) encontraron una asociación positiva entre velocidad de evolución cromosómica y frecuencias de especiación en varios grupos de reptiles y mamíferos. Pero hay muchas inconsistencias. La familia de los caballos presenta una gran uniformidad morfológica que contrasta con su gran variación cariotípica. Por otro lado, los cetáceos son morfológicamente muy diversos (comparemos un rorcual con un delfín), pero presentan una escasa variación cariotípica y una baja frecuencia de especiación. La especiación por divergencia adaptativa (véase capítulo 12) conlleva cambios en cariotipos y a la vez cambios en morfología, pero no existe una relación causal entre cambios cromosómicos y variación morfológica. Está claro que la variación intraespecífica en los cromosomas se puede extrapolar a variación entre especies, y que no podemos deducir la especiación de un determinado grado de variación cromosómica.

6.5. ¿Se produce el cambio molecular principalmente durante la especiación?

¿Hay alguna asociación entre especiación y variación en proteínas, o en la variabilidad genética subyacente? El índice de Nei (1972) de distancia genética D se usa para expresar la divergencia alélica en genes (alelos son variantes de un mismo gen) que determinan la síntesis de enzimas, las proteínas que regulan el metabolismo celular. Ayala *et al.* (1974) mostraron en las moscas *Drosophila*, clásico organismo modelo de los estu-

dios genéticos, una transición gradual en D de poblaciones de una misma especie hasta especies distintas. La barrera de especies no parece representar un nivel especial de divergencia en parecido genético. La divergencia continúa suavemente a partir de la especiación hasta etapas posteriores de mayores diferencias morfológicas.

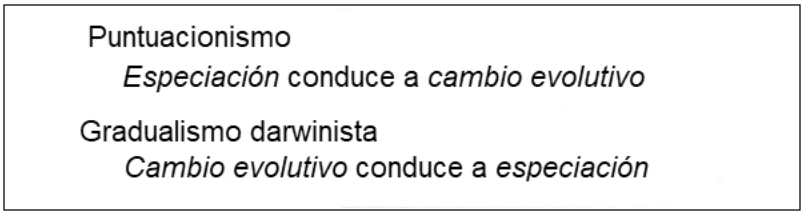


FIGURA 27. Asociar especiación con cambio morfológico o molecular no es determinar el eje causal de la asociación. "Correlación no es causación" es un sólido principio científico.

Recientemente se han encontrado pruebas de que la divergencia molecular en ADN se relaciona positivamente con el número de eventos de cladogénesis (Pagel *et al*., 2006), lo que parece apoyar en cierta medida al puntuacionismo. Esta relación no es esperable, según los autores de estos estudios, si no ocurriera algo especial durante los eventos de especiación, lo que se detecta por medio de los cambios en las moléculas. El estudio concluye que, en animales, el 22% de los cambios en el ADN serían debidos a cladogénesis, y el resto a anagénesis. Por tanto, la divergencia gradual en ADN no asociada a cladogénesis es más de tres veces mayor que la cladogénetica. Esta diferencia es plenamente compatible con el gradualismo, aunque detecta un importante componente cladogenético (muy alejado del 100% del puntuacionismo). Aunque el cambio se produce tanto durante como antes y después de la especiación, los estudios de evolución molecular no permiten determinar si es la divergencia molecular y en otros caracteres la que termina por determinar especiación, lo que sería totalmente compatible con el modelo darwinista (capítulo 12), o si, por el contrario, la di-

vergencia se produce debido a y durante el propio evento de especiación, como predicen Mayr y los puntuacionistas. La asociación entre variación molecular y eventos cladogenéticos puede indicar que, como ya sabía Darwin, la selección natural cambia en intensidad en el transcurso del tiempo y determina distintas velocidades de cambio, y que cuando se acelera el cambio, existe mayor probabilidad de que se produzca cladogénesis por aparición de incompatibilidades genéticas o aislamiento ecológico (capítulo 12). El primer caso, en el que todo el cambio tiene lugar durante el propio evento de especiación, es totalmente incomprobable estudiando la evolución molecular.

Sin embargo, los casos de falta de correlación entre especiación y divergencia genética constituyen la prueba clave, porque contradicen claramente a los equilibrios puntuados. Douglas y Avise (1982) han mostrado que la divergencia morfológica y genética es muy similar entre la familia de peces americanos Centrarchidae, con una baja frecuencia de especiación, y los ciprínidos, con una rápida frecuencia de especiación. La bibliografía sobre variación molecular muestra que no hay una asociación aparente entre divergencia morfológica y enzimática, ni entre variación enzimática y especiación. Slatkin (1981) ha calculado la variación en un rasgo que se debería producir durante la especiación con respecto a la variación fenotípica habitual existente en una población para que los componentes de especiación y de cambio anagenético fueran igual de importantes en la determinación de la variación entre especies de un clado. Para algunos cálculos razonables sobre varianza y heredabilidad de caracteres y frecuencias de especiación, obtuvo que la variación morfológica debida a especiación debería ser 625 veces mayor que la varianza en el rasgo observada en la población. Esto es puro saltacionismo. Y ello se da para caracteres selectivamente neutrales. Cualquier grado de selección direccional haría todavía más importante el componente anagenéti-

co que el de especiación, ya que cambios dirigidos se darán en cada generación en la evolución anagenética, pero sólo en ocasiones para eventos de especiación.

6.6. Las revoluciones genéticas de Mayr son improbables e innecesarias

La hipótesis de la especiación por revolución genética de Mayr (1963) en poblaciones periféricas y aisladas, el único mecanismo propuesto para intentar explicar el puntuacionismo, ya que Eldredge y Gould sólo apelan a la discontinuidad como principio filosófico (pequeños cambios no cambian nada, sólo las revoluciones lo hacen), no tiene una base genética sólida. El efecto fundador en que se basa supone que poblaciones fundadoras están muy sesgadas en relación al contenido genético de la población de origen. Una intensa selección rompería los complejos de genes coadaptados y alteraría marcadamente la arquitectura genética de la nueva especie derivada. La divergencia genética en poblaciones aisladas, aunque frecuentemente observada, no es una base suficiente para el modelo peripátrico de Mayr, porque dicha divergencia puede deberse a presiones selectivas diferentes en ambientes marginales sin necesidad de ninguna revolución genética. Los estudios genéticos indican que los efectos fundadores no son importantes. La reducción de variabilidad genética en relación con la población original es probablemente modesta incluso en grupos fundadores de tan sólo unas decenas de individuos (Lande, 1979). En un estudio en que se pasó a poblaciones de mosca doméstica por cuellos de botella poblacionales de tan sólo una pareja, no hubo apenas pérdida de variación genética. Aunque el efecto fundador no opere eficazmente, podría haber una selección intensa en pequeñas poblaciones que reorganizara la estructura genéti-

ca. Estudios de moscas *Drosophila* en Hawai no han podido demostrar importantes cambios genéticos a pesar de la frecuente especiación. Durante décadas se han establecido líneas de *Drosophila* en el laboratorio a partir de una sola hembra grávida, y sólo rara vez se han detectado casos de incompatibilidades reproductoras con las poblaciones originales.

Tampoco la existencia de complejos de genes coadaptados, una idea muy defendida por Mayr, ha podido ser verificada. Todo parece indicar que el genoma no se congela en complejos de genes estrechamente vinculados, sino que es tremendamente plástico y muy próximo a la idea tan criticada por este autor de la "genética de la bolsa de alubias" (la industria de la ingeniería genética se sustenta principalmente en la inexistencia de complejos de genes coadaptados). La recombinación parece ser capaz de romper casi todas las asociaciones de genes excepto aquéllas entre genes físicamente muy próximos. El requisito de revoluciones genéticas para que haya especiación está basado en la integridad de la especie. Mayr, como creyente en la "unidad del genotipo" (una clara desviación respecto a su maestro Darwin), necesita un mecanismo que rompa los complejos de genes coadaptados que supuestamente constriñen el cambio evolutivo dentro del área de distribución normal de la especie. Aunque existe evidencia de interacciones en la acción de distintos genes (lo que los genetistas llaman *epistasis*), no hay datos que sugieran que estas interacciones puedan impedir a la selección modificar un rasgo. Hay que mencionar que la variación genética de los modelos puede referirse igualmente a mutaciones en los genes o en las partes reguladoras del genoma. Como nos señala la Evo-Devo (capítulo 8), la epistasis y la pleiotropía de los genetistas puede deberse a la evolución reguladora, es decir, a la acción compartimentada espacialmente de los genes reguladores durante el desarrollo. La evolución reguladora permite contemplar cómo se pueden romper de hecho las asocia-

ciones entre efectos de genes sin hacer inviable el fenotipo (capítulos 8 y 9).

En definitiva, poblaciones marginales pueden separarse del núcleo central de una especie y la deriva génica y la selección natural pueden inducir divergencia, especialmente si las poblaciones periféricas separadas son grandes (no pequeñas, como creía Mayr), pero el concepto de revoluciones genéticas no tiene base. Además, lo que puede ocurrir en poblaciones periféricas, puede ocurrir asimismo como resultado de deriva y selección en poblaciones aisladas dentro del área de distribución de la especie. El modelo peripátrico es aplicable en la medida en que las zonas periféricas son ecológicamente distintas (permiten intensa selección) o garantizan el aislamiento genético. No es necesario el aislamiento ni un pequeño tamaño poblacional para favorecer cambios en la regulación génica, simplemente presiones selectivas diferentes. Sin revoluciones genéticas, el mecanismo de puntuación propuesto por Mayr se convierte en una versión más del modelo clásico de especiación por separación de poblaciones (alopatría), en el que la selección natural juega un papel predominante (véase capítulo 12). Por tanto, no necesitamos ni azar, ni revoluciones. Resumiendo, la primera pata del modelo puntuacionista no se sostiene porque las puntuaciones asociadas a la especiación no son tales, sino más de lo mismo: evolución gradual divergente.

6.7. La estasis de caracteres puede deberse a selección estabilizadora

La otra pata del puntuacionismo es la estasis o prolongada estabilidad evolutiva de muchas formas en el registro fósil. El puntuacionismo supone que la historia de las especies está dominada por la estasis, es decir, que el cambio durante la vida de

una especie es mínimo y rara vez direccional. La anagénesis es incapaz de generar suficiente variación morfológica para explicar patrones macroevolutivos. Hay dos tipos de estasis, como señala Levinton (2001): estasis de caracteres y estasis de especies. La estasis de caracteres es utilizada por Gould (1980) como evidencia de una fuerza conservadora en la evolución que restringe al mínimo la acción de la selección natural. Sin embargo, la selección estabilizadora puede ofrecer una explicación razonable a la estasis de caracteres. Opera eliminando los extremos de la distribución fenotípica y favoreciendo los valores intermedios o más frecuentes. Puede ser detectada comparando en una población los estamentos juvenil y adulto. Los adultos deben mostrar una distribución de rasgos menor y más centrada alrededor de la media que los juveniles. La selección estabilizadora tiende a reducir la variación genética en una población si las mutaciones genéticas no renuevan continuamente la reserva de variación. Esto es lo que ha llamado Lande (1976) el equilibrio mutación-selección. La determinación de rasgos fenotípicos por muchos genes (determinación poligénica) favorece la capacidad de las mutaciones para aumentar la variación genética, pues basta con una mutación en un gen para afectar al rasgo. La selección estabilizadora puede permitir, por tanto, la presencia de suficiente variación genética para permitir selección direccional cuando ocurren cambios ambientales. El genetista ruso Schmalhausen (1949) afirmaba que durante períodos de selección estabilizadora, la variación genética se reponía después de períodos de selección direccional en los que la misma tendía a reducirse. Otro elemento que contribuye a estabilizar el genoma es la pleiotropía o efectos de un mismo gen sobre varios rasgos. La selección a favor de un alelo que afecta a un rasgo puede ser inhibida si dicho alelo tiene efectos negativos para la aptitud a través de otro rasgo. La base de la pleiotropía está en los genes reguladores (capítulo 8). Ya que la ma-

yoría de los rasgos morfológicos pueden modificarse fácilmente mediante selección artificial, como demostró Darwin (1868) en su libro sobre efectos de la domesticación, la estasis de rasgos fenotípicos en poblaciones silvestres debe basarse en falta de selección direccional, combinada con selección estabilizadora, efectos pleiotrópicos o agotamiento de variabilidad genética. La falta de selección direccional puede deberse a la constancia en los hábitats en el transcurso del tiempo. Si las condiciones ecológicas para determinados organismos apenas cambian, no debemos esperar selección en ninguna dirección. Algunos fósiles vivientes pueden deber su existencia a esta constancia a largo plazo en sus hábitats, por ejemplo las profundidades marinas donde parecen habitar los celacantos. En resumidas cuentas, la genética de poblaciones muestra que dentro de las especies existe abundante variación genética del mismo rango que la variación entre especies, y que la selección estabilizadora es suficiente para explicar por qué esta variación normalmente no se expresa.

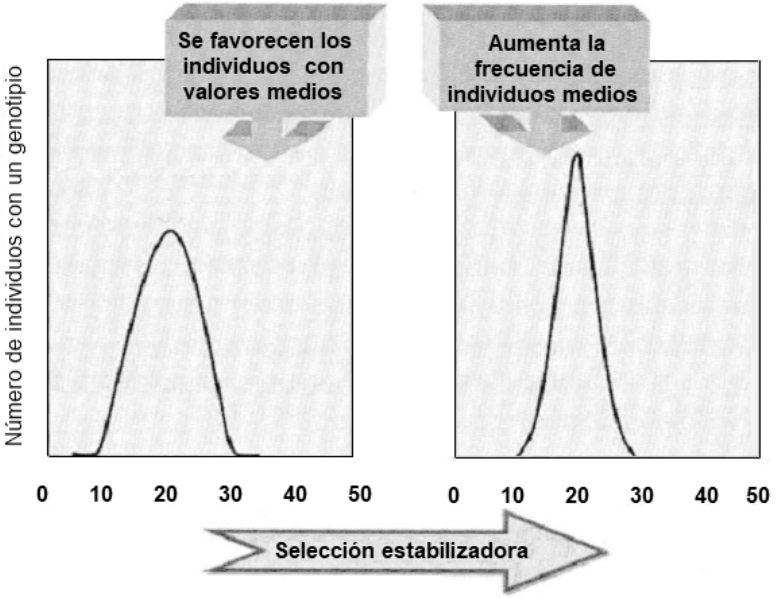


FIGURA 28. La selección estabilizadora actúa constantemente ajustando la distribución de caracteres a la media. La ausencia de cambios no es, en la mayoría de los casos, evidencia de restricciones del desarrollo, sino de selección estabilizadora que elimina variación deletérea. La selección natural es una gran conservadora de rasgos. Fuente: Modificado de www.whfree-inan.com/life">www.whfree-inan.com/life.

6.8. La estasis de caracteres puede deberse a la selección de hábitat

Por otro lado, la selección natural favorece la selección de hábitats en los organismos, y esa misma selección de hábitats mantiene a los organismos en un ambiente constante. Si las condiciones ambientales fluctúan con frecuencia, puede seleccionarse plasticidad en la selección de hábitat (capítulo 9). Los organismos estarían escogiendo ellos mismos el espectro de condiciones ambientales en el que vivir, es decir, el régimen de selección natural al que someterse. La selección natural establecería así una relación interactiva o dialéctica entre los organismos y su ambiente. En cualquier caso, la selección de hábitat

puede reducir el cambio evolutivo al inducir a los organismos a cambiar su área de distribución, antes que someterse a nuevas presiones selectivas cuando cambian las condiciones ambientales. Los cambios climáticos del Pleistoceno han conllevado la restricción o la ampliación de áreas de distribución de muchas plantas y animales antes que cambios morfológicos en los mismos. Cuando hay cambios incipientes en algunas poblaciones debido a cambios ambientales, el flujo de genes proveniente del área central de la especie puede demorar o impedir el cambio evolutivo. Los organismos pueden también moldear su propio ambiente, como veíamos al hablar de construcción de nichos (véase capítulo 2). Estas alteraciones inducen nuevas presiones selectivas. La interdependencia coevolutiva que surge entre organismos y su ambiente puede conducir a un equilibrio estable o estasis, ya que cada cambio en una especie sería contrarrestado por múltiples presiones del ambiente (Barnard, 1984). Sólo un brusco cambio ambiental (una puntuación ambiental, véase más adelante) podría romper esta interdependencia.

6.9. La estasis de caracteres puede deberse a inconsistencia temporal en los cambios

Hay un fenómeno relacionado con la estasis evolutiva que se ha denominado la *paradoja de Haldane*. Dicha paradoja consiste en comparar las velocidades evolutivas en poblaciones experimentales en el laboratorio con las que se deducen de los cambios morfológicos en el registro fósil. Haldane (1949) fue el primero en manifestar que las velocidades evolutivas en fósiles a una escala temporal de millones de años eran demasiado lentas para poder ser explicadas por efectos de la selección natural, dado que se sabía que ésta podía causar efectos mucho más rápidos. Hay dos causas de esta paradoja: el sesgo en el cálculo de

las velocidades evolutivas a corto plazo hacia tasas rápidas y un artefacto en el cálculo de las velocidades a largo plazo. Las velocidades a corto plazo están sesgadas probablemente hacia casos en los que se ha observado cambio evolutivo. Los demás casos, considerados resultados "negativos" por los editores de las revistas, no son publicados, pero sugieren velocidades evolutivas tan lentas que son casi indetectables. Las elevadas velocidades de cambio en una determinada dirección morfológica en experimentos de laboratorio no se pueden sostener más allá de unas decenas de generaciones por agotamiento de variabilidad genética o interacciones entre genes. También es improbable que la selección actúe de forma intensa y en una dirección sostenida durante largos periodos. Es decir, las velocidades medidas a corto plazo están sobrestimadas y no se podrían sostener en tiempos a escala evolutiva.

Por otro lado, los cálculos de cambio a largo plazo muestran una relación negativa entre el tiempo transcurrido y las velocidades de cambio evolutivo, que se debe a que se han buscado cambios de un 20% entre formas iniciales y finales. Este porcentaje parece ser una convención entre ser suficientemente importante para ser detectable y ser demasiado grande para ser comparable. Como la modificación proporcional del carácter es siempre la misma por definición (20%), la asociación es espuria, y sólo muestra que la asociación se debe a la selección de la escala temporal. Cuanto mayor es el intervalo de tiempo, menor será la velocidad evolutiva que ha llevado a ese cambio proporcional constante. Un factor que no se incorpora a menudo en el cálculo de velocidades evolutivas en fósiles es la frecuencia de inversiones de dirección en el cambio morfológico. Cuando los intervalos de tiempo son muy grandes, las velocidades calculadas incluyen períodos en los que el cambio se movía en dirección opuesta, como señaló Kurtén (1959). Estas inversiones de la dirección evolutiva son parcialmente responsa-

bles de la relación negativa entre velocidades evolutivas y escala temporal. Así pues, el registro fósil invita a medir velocidades evolutivas lentas. Tanto la naturaleza irregular del cambio evolutivo como los fallos en el registro sedimentario tienden a esconder eventos evolutivos rápidos. La conclusión de esto es que las lentas tasas evolutivas estimadas a partir de una visión macrotemporal son una ilusión: la evolución es mucho más rápida en cortos períodos de tiempo, tan rápida como en los estudios de laboratorio, pero la dirección de estos cambios no es sostenida, sino que experimenta cambios erráticos y fluctuaciones que no impiden, sin embargo, cambios morfológicos en las transiciones entre especies y géneros. Estas diferencias se acumulan, tal y como sugería Darwin.

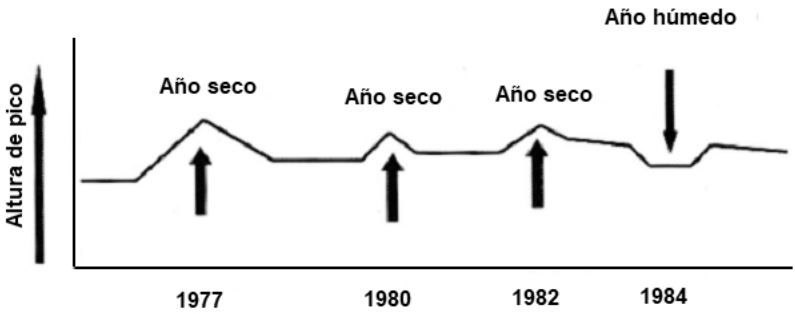


FIGURA 29. Fluctuaciones en la altura del pico del pinzón *Geospiza fortis* de las Galápagos en relación con años especialmente secos (*selección hacia picos más gruesos*) o húmedos (*selección hacia picos más finos*). Estas fluctuaciones no se detectan en el registro fósil. Bajo la estasis aparente, los caracteres se mueven continuamente. Sólo cambios ambientales sostenidos en una misma dirección terminarán por sacar al fenotipo de su intervalo de variación. Basado en los trabajos de P. R. y B. R. Grant.

6.10. La estasis de especies puede deberse a variación geográfica intraespecífica

Para tratar la estasis de especies definida por Gould (es decir, que las especies no cambian), hay que comprobar que han ocu-

rrido eventos de especiación en el linaje en el que se mide la estasis de caracteres. Es aquí donde el registro fósil es incapaz de ofrecer la información requerida, porque la teoría requiere la historia completa de las especies. ¿Cómo deducir de una secuencia de formas que los cambios observados se deben a especiación y no a cambio anagenético, que como se sabe puede producirse de forma muy rápida? El caso es que la especiación no se puede ver en el registro fósil (Hoffman, 1989). La prueba definitiva del puntuacionismo, según Gould (1982), es la coexistencia de la especie ancestral con la especie derivada, que sólo se modifica durante la separación, mientras que la ancestral permanece inalterada. Dada la dificultad en determinar especiación en fósiles, dicho patrón puede deberse simplemente a la persistencia de dos formas de la misma especie adaptadas a diferentes ambientes ecológicos. Existen casos actuales que serían identificados como puntuacionistas por Gould cuando se deben a polimorfismos en una misma especie debido a presiones ambientales diferentes. Pearson (1998) analizó una serie de casos en los que especies ancestrales producían especies descendientes que presentaban una mayor probabilidad de sobrevivir que las ancestrales al adaptarse a nuevos ambientes en expansión. Un ejemplo de este tipo de cambios sería un enfriamiento global que primero afecta a especies en latitudes altas. Por selección divergente en los nuevos ambientes se produciría un nuevo taxón, que luego acabaría ocupando el espacio de la especie ancestral al ampliarse el radio de acción del cambio ambiental. Esto se reflejaría como puntuacionismo en los fósiles. La preponderancia de series temporales fósiles se ajusta mejor a un modelo en el que la especiación es dirigida por la adaptación, con una latencia temporal inducida por una expansión gradual de nuevas especies sobre áreas correspondientes a los nuevos ambientes. Es un proceso puntuado, pero dirigido

enteramente por la selección natural y modelado por cambios geográficos.

6.11. La estasis de especies puede deberse a plasticidad fenotípica

Además, los polimorfismos en muchas especies actuales son dramáticos. Mary Jane West-Eberhard, en su valiosa contribución al darwinismo *Developmental Plasticity and Evolution* (2003), describe cambios morfológicos drásticos no asociados a especiación. Propone que la divergencia entre fenotipos alternativos de una misma especie puede llevar a cambios morfológicos importantes. En su libro repasa un sinfín de evidencias de variabilidad intraespecífica asociada a plasticidad fenotípica desde las diferencias entre castas de insectos, dramáticos casos de dimorfismo sexual, polimorfismos de todo tipo que han llegado a hacer dudar a los expertos si se trataba de una o varias especies y variación inducida por el ambiente. Recoge así el testigo de Darwin, que en su obra *Variation of Animals and Plants Under Domestication* (1868) describió en detalle toda la información disponible sobre plasticidad fenotípica.

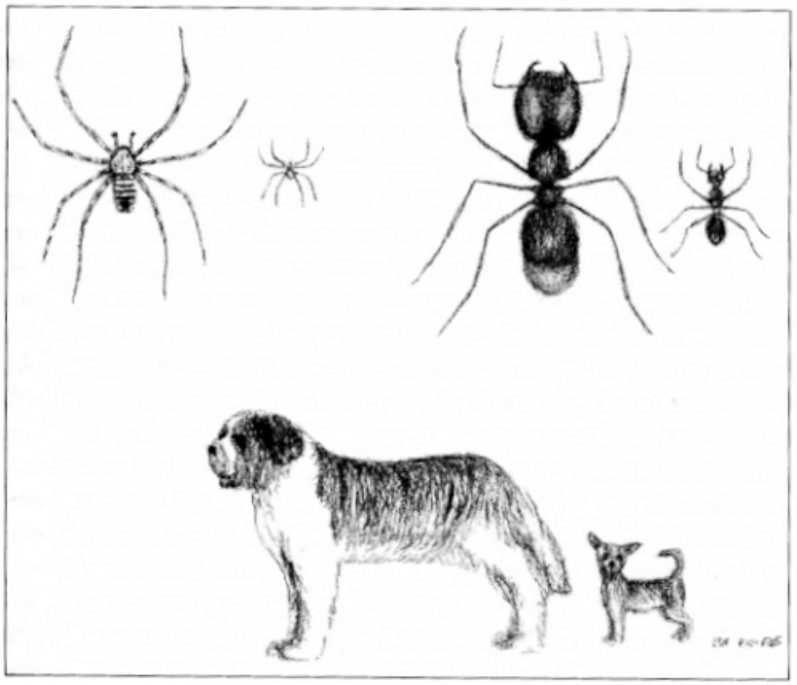


FIGURA 30. Los polimorfismos dentro de una misma especie pueden ser dramáticos (sexos de una araña, razas del perro, castas de hormigas). Si fosilizaran, parecerían especies distintas. ¿Con qué frecuencia pasa esto en el registro fósil?

Los paleobiólogos no pueden observar la conducta, la fisiología ni el desarrollo de forma directa, lo que ha llevado a algunos a creer que la divergencia morfológica es igual a la divergencia genética o especiación. Como afirma West-Eberhard, las morfoespecies fósiles pueden llevar al convencimiento de que la especiación es importante cuando se están comparando distintas formas, sexos o fases del desarrollo. ¿Qué diría un paleontólogo del futuro con sólo información morfológica de los machos y hembras del elefante marino, con sus enormes diferencias de tamaño o con esqueletos del perro pequinés y el perro san Bernardo? West-Eberhard ha propuesto que la plasticidad en la expresión de rasgos promueve la estasis morfológica al separar genotipo y fenotipo y con ello debilitar la fuerza de

la selección direccional. Un determinado cambio ambiental puede favorecer determinados fenotipos dentro del gradiente de expresión de un mismo genotipo, fenotipos que están mejor preparados para soportar dicho cambio. Al permitir adaptación al nuevo ambiente, no hay una selección nueva sobre el genotipo y se mantiene la morfología básica inalterada, con meros cambios en expresión fenotípica que van y vienen con las fluctuaciones ambientales sin dirección sostenida. Además, muchos rasgos morfológicos cumplen varias funciones en el organismo durante la misma o en distintas fases del desarrollo. Las presiones selectivas pueden tener efectos antagónicos en la morfología al afectar en distinto sentido a las distintas funciones de un mismo rasgo, lo cual también favorece la estasis.

Por otro lado, la plasticidad puede explicar cambios acelerados en morfología al permitir a los organismos de una especie adaptarse rápidamente a un extremo del gradiente de condiciones ambientales, sin esperar a que aparezca la necesaria variación genética. Imaginemos un cambio climático rápido que induce de forma rápida el desarrollo de los fenotipos más adaptados al extremo del gradiente climático que se trate. Más tarde, la selección natural favorecerá cualquier cambio genético que favorezca la inducción de dichos fenotipos en contra de fenotipos alternativos, lo que West-Eberhard llama *acomodación genética* (véase capítulo 9). Dicho fenotipo adaptado al cambio, que es parte de un gradiente o, como se dice en la jerga genética, de una "norma de reacción", se habrá fijado por selección natural dentro de la especie en un cambio evolutivo rápido, pero dicho cambio no se habría producido por especiación como pretenden los puntuacionistas, sino por selección natural de distintos morfotipos dentro de una misma especie. Más tarde podría producirse especiación si poblaciones de la misma especie no han sufrido dicho cambio y la divergencia entre ambas formas acaba determinando incompatibilidad reproductora. La diver-

gencia morfológica acelerada, según esta idea, es una causa y no una consecuencia de la especiación, como la consideran los puntuacionistas. La selección natural es la causa del rápido cambio morfológico cuando las circunstancias cambian drásticamente, pero es también la causa de la estasis al favorecer rasgos expresados en distintas circunstancias cuya combinación antagónica impide los cambios morfológicos. La plasticidad fenotípica es una posible explicación de la estasis, como lo es la selección estabilizadora. No hay misterio alguno desvelado por el puntuacionismo.

6.12. La estasis de especies puede deberse a puntuación ambiental

Menno Schiltzhuizen relata en su ameno libro sobre la especiación *Frogs, Flies and Dandelions* (2001) cómo los sesgos derivados del puntuacionismo pueden hacer olvidar el papel de la selección natural. Un paleontólogo de Harvard, Peter Williamson, publicó en 1981, en la revista *Nature*, un trabajo totalmente puntuacionista donde mostraba estasis morfológica en varios moluscos fósiles del lago Turkana en Kenia a lo largo de 3 millones de años, para luego súbitamente dividirse en dos formas hace unos 2,5 millones de años. Williamson, como buen puntuacionista, interpretó los datos como casos de la especiación peripátrica de Mayr, la base mecanística de los equilibrios puntuados. Justo cuando se producían las especiaciones, el lago había disminuido drásticamente de tamaño y se habían formado poblaciones periféricas aisladas, que luego se habían juntado al aumentar el lago de nuevo en tamaño. De la correspondencia que provocó el artículo en pleno debate sobre los equilibrios puntuados, la carta que menos atención recibió era de un tal D. W. Lindsay. ¿Por qué, se preguntaba, no se mencionaba en el

debate a la selección natural? Seguro que el aumento de nivel del lago hizo algo más que eliminar el aislamiento geográfico. Podía haber sido el resultado de dramáticos cambios climáticos, creando nuevos nichos y por tanto nuevas especies por divergencia ecológica. "Deberíamos considerar un ambiente puntuado", concluía. La carta mereció una respuesta despectiva de Williamson, descartando que no hubiera habido variación ambiental durante millones de años para luego acumularse en unos pocos miles de años. Pero parece que el Sr. Lindsay había dado en el clavo. El ambiente había sido puntuado hacía 2,4-2,5 millones de años por un episodio de clima seco y frío muy diferente al clima cálido y húmedo en África durante los millones de años precedentes. En varios grupos de mamíferos, entre los que se encuentran nuestros ancestros, se pueden detectar aumentos en frecuencias de especiación en relación con este cambio climático. La constancia ambiental explica la estasis, y la divergencia ecológica por selección natural en las puntuaciones ambientales explica el aumento de especiación.

Es muy difícil que se produzcan cambios morfológicos bruscos cuando las condiciones ambientales apenas cambian y las comunidades de organismos con todas las interacciones ecológicas implicadas se mantienen constantes. La selección estabilizadora es demasiado fuerte para permitir cambios importantes en condiciones de estabilidad ambiental. Los cambios ambientales no siempre son lo suficientemente bruscos o continuados como para determinar cambios morfológicos marcados detectables en el registro fósil, ya sea porque la selección se mantiene debajo de un cierto umbral de intensidad, o porque su dirección fluctúa sin marcar una tendencia sostenida. Los ambientes son, en muchas ocasiones, los que están puntuados por cambios bruscos, y son esos cambios ambientales los que determinan una especiación morfológica detectable. Y es la selección natu-

ral determinada por las puntuaciones ambientales la que conduce a dicha especiación.

6.13. Los paleontólogos y el vicio tipológico

Ya hemos comentado antes la circularidad de deducir especiación de grados de variación morfológica partiendo de los cuales se definen especies fósiles. Gould y Eldredge (1977) ofrecen ejemplos magníficos de estos razonamientos tautológicos. La confusión entre puntuación y variación en caracteres se ve exacerbada cuando los paleontólogos utilizan bruscos cambios en caracteres como oportunidades para delimitar especies. Éste es un vicio tipológico clásico resaltado en una cita de Newell (1947) comentada por Levinton (2001): "Al hacer las preparaciones debes ser muy cuidadoso en seleccionar sólo especímenes típicos, los intermedios son un engorro y deben ser totalmente ignorados… Coge *Globigerina*, por ejemplo; la diferencia entre *G. cretacea* y *G. linearia* es muy grande, pero se pueden seleccionar especímenes que forman una cadena continua entre las dos". La cita sugiere eliminar la evidencia de gradualismo para quedarse con los tipos "puros", y eso un siglo después de que Darwin arrinconara a la tipología y al esencialismo. Como demuestra Levinton, no existía una ortodoxia paleontológica sobre gradualismo que derribar, porque la puntuación es el sesgo intuitivo típico del paleontólogo en la práctica estratigráfica. El objetivo subyacente es asignar nombres de especies a horizontes temporales, lo que dirige inevitablemente a los paleontólogos a buscar taxones estáticos, o al menos a pretender que son estáticos con argucias tipológicas como la que citábamos antes.

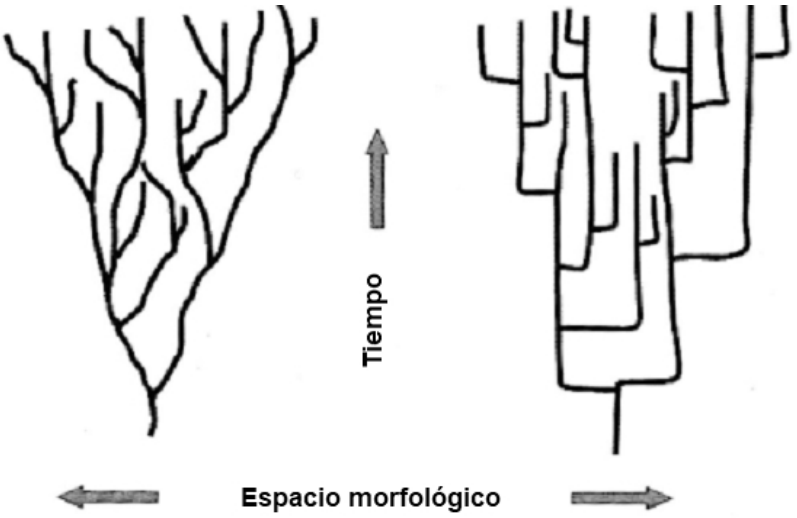


FIGURA 31. Árboles del gradualismo (*izquierda*) y del puntuacionismo (*derecha*). La búsqueda de transiciones bruscas para delimitar taxones es un vicio de los paleontólogos. Los cambios graduales se esconden bajo la alfombra para poder determinar filogenia sin ruido. El puntuacionismo no es una reinterpretación del registro fósil, sino un artefacto de la creación de árboles filogenéticos por los paleontólogos. Fuente: Modificado de www.thebrain.macgill.ca.

Ni Darwin ni la Síntesis consiguieron cambiar mucho la práctica paleontológica de buscar diferencias marcadas. Los paleontólogos eran en general puntuacionistas cuando Eldredge y Gould plantearon su supuesta heterodoxia. El estudio clásico de Rowe (1899), utilizado como ejemplo de transición evolutiva en libros de texto, no pretendía demostrar gradualismo, sino asociar morfologías únicas con cada horizonte estratigráfico en una práctica puramente tipológica, como se deduce de este párrafo: "Al revisar este género tan amplio, es fácil colocar una serie sobre una larga mesa, y mostrar una transición casi imperceptible entre una forma y otra, y sin embargo de esa misma serie escoger especímenes que pueden servir como tipos de museo de las diversas y bien conocidas especies". Aunque los paleontólogos tengan la necesidad de utilizar diferencias en morfología como algo conveniente para reconocer especies,

ello no significa que puedan identificar la especiación. Hoffman (1989) comenta que "la parte no preservada del fenotipo de cada especie fósil es tan amplia que puede experimentar considerables cambios evolutivos que son indetectables para el paleontólogo. Lo que para el paleontólogo parece una especie en total estasis evolutiva puede de hecho representar una sucesión de especies fósiles o quizá todo un conjunto de especies, todo un árbol filogenético con un considerable número de eventos de especiación". Lo que parecen varias especies puede ser una especie polimórfica, y lo que parece una especie pueden ser todo un árbol. No se diría el tipo de datos del que extraer grandes conclusiones macroevolutivas. Por otro lado, los paleontólogos han demostrado una y otra vez que series continuas de fósiles acaban en diferencias morfológicas equivalentes a las diferencias entre especies actuales, lo que sugiere la importancia de variación debida a anagénesis gradual (Levinton. 2001). Citando a este autor, es sorprendente "la poca evidencia que se ha hallado que apoye la prevalencia de equilibrios puntuados a pesar de más de 20 años de búsqueda".

6.14. Redescubriendo las diferentes velocidades evolutivas

Eldredge y Gould han decidido que cambios rápidos en morfología se deben a especiación sin ninguna base para ello, como hemos visto, pero para ganar el debate, además, han determinado que los neodarwinistas sólo creen en cambios evolutivos a una velocidad sostenida constante. Han creado un falso adversario al que criticar partiendo de la evidencia de cambios de velocidad en la variación morfológica en el registro fósil. El gradualismo darwinista predice cambios en una sección geológica lo suficientemente direccionales para permitir que a pesar de períodos de estasis y cambios de dirección se produz-

ca una divergencia suficiente entre dos formas que puedan ser reconocidas como especies distintas. Con esta definición ofrecida por Levinton (2001), la evolución gradual es un fenómeno común en el registro fósil. Los puntuacionistas sólo se basan en fósiles, pero discuten como si supieran algo del mecanismo de determinación genética de caracteres. Cuando se observan cambios repentinos y cualitativos en algún carácter, ello puede deberse a sistemas de determinación poligénica con efectos de umbral. ¿Se ha producido especiación? Imposible decirlo. Estos cambios también pueden producirse dentro de una especie por cambios ambientales que favorecen la expresión de determinados fenotipos en situaciones de marcada plasticidad (West-Eberhard, 2003). Por supuesto, la plasticidad está determinada genéticamente.

En contraste con los asertos de Gould y Eldredge (1977), el registro fósil está repleto de excelentes ejemplos de evolución gradual a nivel intraespecífico. Levinton (2001) describe ejemplos de evolución gradual en la ausencia de cladogénesis en transiciones entre especies y entre géneros fósiles (definidos *a posteriori* por criterios exclusivamente morfológicos, claro). En algunos casos la divergencia continúa después de la separación de los dos clados al mismo ritmo que antes de la selección. Las transiciones graduales se detectan mejor cuando el muestreo es detallado. De hecho, muestreos espaciados tienden a mostrar cambios bruscos al saltarse los estadios intermedios, esos que no gustan a los esencialistas. Cuando existen muestreos muy densos estratigráficamente, la evidencia apoya el gradualismo de las transformaciones entre series anagenéticas de especies. Así, cuanto menos detallado el registro, más puntuacionista es, lo que no suena precisamente como una recomendación de la idea. Varios estudios que pretendían apoyar al puntuacionismo fueron criticados porque sólo demostraban cambios irregulares en las velocidades evolutivas o en la estasis durante parte de la

historia de un linaje. Otros estudios no contemplaban la cladogénesis, por lo que es imposible comprobar el puntuacionismo con ellos. Hasta los estudios originales de Gould en gasterópodos y de Eldredge en trilobites han sido criticados (Brown, 1987). Además hay que tener en cuenta que para apoyar al puntuacionismo no sólo hay que demostrar que existen series de "especies" *conectadas por supuestos cambios anagenéticos* con una estasis completa para cada especie. Una sucesión de estas especies tautológicas sólo puede querer decir que las velocidades de cambio evolutivo pueden acelerarse en determinados períodos, pero que no ha habido especiación o cladogénesis. Sin cladogénesis, no hay puntuacionismo. Las diferencias en velocidades evolutivas fueron contempladas por el propio Darwin, como se refleja en la cita al inicio del capítulo, por lo que no hay revolución de conceptos.

6.15. Puntuación gradual y estasis explicable: la revolución fallida

Los puntuacionistas tuvieron un cierto éxito al presentar el trabajo original de Darwin y de la mayor parte de los biólogos evolutivos de la primera mitad del siglo XX como basado exclusivamente en cambios graduales a una velocidad constante. Sin embargo, la visión de Darwin es compatible con algunas de las evidencias reclamadas por Eldredge y Gould para los equilibrios puntuados:

1. Las especies pueden desarrollarse rápidamente y el cambio morfológico puede ser rápido en relación a toda la historia evolutiva de las especies.

2. El cambio puede concentrarse en una población geográficamente restringida (no necesariamente en la

periferia de la distribución, como propuso Mayr).

3. El cambio puede darse en un pequeño subconjunto de toda la especie ancestral.

No existe ninguna evidencia de que Darwin creyera nunca en velocidades constantes de cambio evolutivo. Hay muchos procesos evolutivos debidos a selección natural ampliamente reconocidos por los darwinistas como rápidos y geológicamente instantáneos, como la selección sexual o la colonización de nuevos hábitats. Tampoco en los autores de la llamada Síntesis Moderna (Simpson, Mayr, Huxley, Dobzhansky) se encuentra una reivindicación de ese gradualismo simplista. Stanley, ardiente puntuacionista, atacó a la Síntesis por confiar en supuestos lentos procesos de anagénesis para generar la inmensa variedad morfológica observada en los seres vivos. Pero la lentitud del cambio evolutivo había sido contemplada por neodarwinistas como Haldane (1949) y Simpson (1944), el paleontólogo más representativo de la Síntesis. Simpson concluyó que las velocidades evolutivas podían variar desde casi imperceptibles a muy rápidas, lo que definió como *evolución cuántica*. Stanley difería al creer que algo inherente a la especiación (¿macromutaciones?) era necesario para acelerar la evolución, pero el problema de la lentitud ya había sido apreciado por la ortodoxia neodarwinista representada por Haldane. Al crear el falso adversario de la ortodoxia darwinista, Eldrege y Gould caracterizaron al revés el tono de las presentaciones del pensamiento paleontológico en los libros de texto, empleando la cita selectiva. En realidad, la diferencia entre la práctica habitual paleontológica y los puntuacionistas estribaba en que la mayoría de los paleontólogos, Simpson entre ellos, consideraban que el nivel de especie es prácticamente inabordable en el registro fósil. Ahora sabemos por estudios genéticos y ecológicos que la especiación puede producirse en períodos de unos pocos miles

de años (invisible en el registro fósil), que muchas especies apenas se distinguen en ningún carácter observable y que otras muchas incluyen en su seno formas muy distintas. Ningún estudio paleontológico serio puede inferir especiación.

En definitiva, la hipótesis puntuacionista no se sostiene sobre ninguna de sus dos patas. Ni ocurre nada especial durante la especiación en base a estudios genéticos, moleculares, cromosómicos o morfológicos, aparte del obvio aislamiento reproductor (por otro lado indetectable en el registro fósil), ni la estasis es un fenómeno inexplicable por la genética de poblaciones clásica o el estudio de la plasticidad fenotípica. La selección natural determina cambios anagenéticos a distintas velocidades, como ya predijo Darwin, y divergencia ecológica que puede resultar en especiación, como predicen todos los modelos clásicos sobre aislamiento reproductor. La cladogénesis implica cambio evolutivo porque está asociada a selección natural acelerada. La supuestamente revolucionaria visión puntuacionista es sólo revolucionaria porque lo repiten hasta la saciedad sus partidarios, no por que haya aportado un cambio sustancial a la visión macroevolutiva de *El origen de las especies*.

7

LA EXPLOSIÓN DEL CÁMBRICO: ¿MISTERIO INEXPLICABLE?

> Consecuentemente, si mi teoría es cierta, es indiscutible que antes de que el estrato más bajo del Silúrico [Cámbrico actualmente] se depositara, transcurrieron largos periodos de tiempo, tan largos o probablemente más largos que todo el intervalo desde esa edad hasta el presente; y que durante estos vastos pero desconocidos períodos de tiempo, el mundo estaba repleto de criaturas vivas. (Charles Darwin, 1859)

7.1. El dilema de Darwin

Desde los tiempos de Darwin se especulaba sobre la falta de fósiles de animales en los estratos geológicamente más antiguos. Los fósiles animales aparecían todos a la vez y en una gran diversidad de formas, en unos pocos millones de años, en la base de los estratos del período geológico actualmente llamado Cámbrico. En piedras más antiguas no se hallaba nada. Darwin estaba preocupado por este surgimiento aparentemente explosivo de la diversidad orgánica y sugirió para explicarlo que el registro fósil, por alguna razón por él desconocida, no había preservado la multitud de formas antecesoras de todos estos fósiles. Pero además, llama la atención la enorme diversidad estructural de formas entre los animales del Cámbrico. Parece como si después de aquella explosión de formas no se hubieran producido innovaciones morfológicas de importancia en el reino animal. Gould, en su popular libro sobre los fósiles cámbricos del Burgess Shale titulado *Vida maravillosa* (1993), propuso que la ausencia de aparición de nuevos filos de animales desde el Cámbrico indicaba que las restricciones del desarrollo impuestas inicialmente han limitado la capacidad de la selección natural para promover la diversificación. Lo que se ha denominado el dilema de Darwin tiene en realidad dos vertientes:

¿Por qué este surgimiento explosivo de formas animales en tan poco tiempo sin antecesores detectables?.

¿Por qué la selección natural no ha sido capaz de innovar más en cuanto a morfologías animales en el dilatado período transcurrido desde la llamada "explosión del Cámbrico"?.

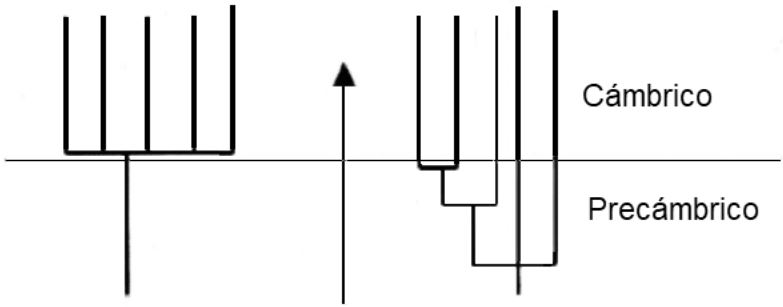


FIGURA 32. La idea básica de Darwin era que los grupos que aparecían súbitamente en el Cámbrico debían tener ancestros no detectados en estratos más antiguos (*imagen derecha*). Los proponentes de la revolución del Cámbrico plantean una diversificación explosiva al inicio de esta era (*imagen izquierda*).

7.2. ¿Existían faunas antes del Cámbrico?

Darwin era escéptico sobre la realidad de la explosión y achacó a falta de muestreos en amplias zonas y a problemas de preservación la ausencia de fósiles anteriores al Cámbrico. Para él los animales del Cámbrico debían tener antecesores que habían sufrido el mismo tipo de cambios que se observaban más tarde en sus descendientes. Sin embargo, el hecho de la aparición simultánea de muchas formas fosilizables de animales no se ha desvanecido con el tiempo y se ha convertido en un fenómeno a explicar. La aparición de grupos distintos de animales con estructuras rígidas hace 550 millones de años, ha enfocado

el problema hacia las funciones y requerimientos de estas estructuras, como veremos más adelante. La rapidez del evento, 5 a 10 millones de años, es otro tema de controversia aunque de por sí no signifique mucho. Como biólogos evolutivos no tenemos una teoría que ponga límites a la velocidad evolutiva o al ritmo de las radiaciones evolutivas más allá de lo observado en los laboratorios.

El único reto serio a la explosión como fenómeno paleontológico es el descubrimiento de las faunas fósiles de Ediacara (así llamadas por el lugar de Australia donde se hallaron primero) que anteceden en casi 40 millones de años a los inicios del Cámbrico (hace entre 590 y 550 millones de años), aunque la mayoría de sus restos se hallan muy cerca de la base del Cámbrico. Aunque los vínculos de las faunas de Ediacara con otros animales no están claros, lo que sí lo está es el gran tamaño corporal aparente y la falta de esqueletos mineralizados de todos sus componentes. La falta de esqueletos sólo sorprende en relación con la abundancia de estructuras rígidas en futuros fósiles, pero no debería sorprender, dada la gran abundancia actual de grupos de animales que carecen totalmente de estructura fosilizable. El apreciable tamaño sugiere que el oxígeno atmosférico puede haber sido suficiente para permitir el metabolismo de animales de cierto tamaño. Sin embargo, la falta de restos de túneles en el sustrato indica que no existían en el Precámbrico animales con esqueletos capaces de perforar el sustrato.

7.3. El Burgess Shale y los céspedes evolutivos

La historia del paleontólogo Charles Walcott y su descubrimiento en las Rocosas canadienses del mejor yacimiento de fósiles jamás encontrado, el famoso Burgess Shale, ha sido lo suficientemente comentada por Gould (1993) como para entrar

aquí en detalles. Sí es importante mencionar que en dicho yacimiento se encontraron numerosos fósiles de animales sin estructuras rígidas, lo que nos ha abierto una ventana sobre lo que normalmente no se detecta en el registro fósil. Los fósiles de cuerpo blando componen la mayor parte de la fauna del Burgess Shale, entre ellos priapúlidos, anélidos poliquetos y otros gusanos de asignación filogenética por determinar. La diversidad de formas del Burgess Shale llevó a la idea de una creatividad inigualada posteriormente en la historia de los animales. Levinton (2001) ha llamado a la desbocada asignación de formas distintas a nuevos taxones de orden superior durante las décadas de los setenta y los ochenta "la trampa de la diversidad del Cámbrico". Así, por ejemplo, se describieron por su morfología 21 clases de equinodermos, un aumento sustancial sobre las 10 descritas hasta entonces. El efecto de esta aproximación macrotaxonómica fue el de crear una serie de taxones de un elevado nivel sin raíces aparentes, un "césped evolutivo" según Levinton, cuyos tallos no podían relacionarse entre sí y cuyos orígenes podían ser polifiléticos, es decir, proceder de más de un grupo ancestral.

Los paleontólogos de la Universidad de Cambridge Whittington, Briggs y Conway Morris, que reinterpretaron las clasificaciones de Walcott de los fósiles del Burgess Shale y que son los héroes de *Vida maravillosa*, crearon uno de estos céspedes evolutivos que Gould utilizó para su modelo sobre una explosión de evolución de filos a principios del Cámbrico seguida de una serie de extinciones, aleatorias, cómo no, que condujo al residuo de grandes taxones animales con los que convivimos actualmente. El punto común en estos datos podría ser que todos los grupos de animales actuales divergieron, como indican los fósiles, a principios del Cámbrico, pero que una gran cantidad no sobrevivió mucho más allá de la explosión, y que no han aparecido grupos del mismo nivel taxonómico posteriormente.

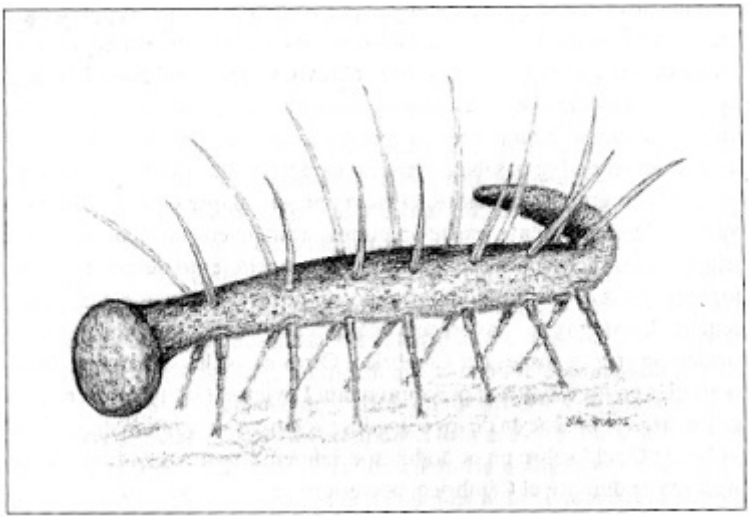


FIGURA 33. El fósil del Burgess Shale *Hallucigenia* no era tan alucinante como creía Gould. Sólo había que darle la vuelta para ver que no caminaba sobre las rígidas espinas, sino que le protegían el dorso a este lobópodo ancestral.

La diversidad de tipos extraños de animales no conectados a grupos actuales, popularizada por el libro de Gould, comenzó a ser desmontada poco después o incluso al mismo tiempo de su publicación. Pronto empezó a quedar claro que muchos de los tipos morfológicos raros estaban en realidad emparentados con grupos bien conocidos. El famoso fósil *Hallucigenia* caminando sobre sus largas espinas fue radicalmente reinterpretado cuando se estaba ya leyendo el libro de Gould. Sólo había que darle la vuelta para ver que era un lobópodo protegido por espinas dorsales. Los lobópodos son parientes de los actuales gusanos onicóforos. Estas reinterpretaciones fueron facilitadas por estudios de hallazgos fósiles en el Sur de China, fósiles que adelantaban en el tiempo la aparición de los grupos del Burgess Shale. Wills *et al.* (1994) demostraron que los artrópodos no constituían un embrollo de grupos sin parentesco reconocible, sino un clado bien estructurado. Los trilobites, que aparecen totalmente formados en la explosión, parecían ser el grupo más

derivado de los artrópodos, lo que llevaba a la pregunta de dónde se escondían los ancestros de estas formas. Algunos artrópodos extraños podían ser encajados en los crustáceos. En general, los artrópodos no constituían un césped evolutivo. Volviendo al césped de las 21 clases de equinodermos sin estructura de parentesco evolutivo, Smith (1984) utilizó el análisis de caracteres para elaborar un árbol filogenético clásico. La idea del césped se basaba en ignorar caracteres que pudieran ordenar a los fósiles en grupos conocidos, el vicio opuesto al que Gould crticaba en Walcott. Aparentemente, existe un premio académico para todo aquél que enfatice diferencias para así permitir el reconocimiento de taxones superiores (el mismo premio que para los creadores de nuevas especies moleculares). Este premio favorece a cualquier hipótesis que subraye la disparidad de grupos fósiles del Cámbrico. Otros céspedes se han convertido en árboles en los últimos años, como relata Levinton (2001). Estos reanálisis descartan la propuesta de los céspedes evolutivos y siembran dudas sobre la idea de Gould sobre un período especialmente creativo en filos y clases de animales durante el Cámbrico, posteriormente extinguidos.

La cuestión de si la disparidad morfológica alcanzó su cumbre en el Cámbrico y declinó después tampoco está clara. Briggs *et al.*, (1992) utilizaron técnicas multivariantes para examinar la disparidad morfológica de artrópodos en el Cámbrico y en la actualidad, y no encontraron diferencias a nivel morfológico entre taxones. Señalan estos autores que las concepciones previas sobre una elevada disparidad morfológica en el Cámbrico está más relacionada con artefactos de asignar nombres a los taxones que con diferencias genuinas en diversidad morfológica. Los taxones difíciles de encasillar eran más un producto de una taxonomía inadecuada que del hecho de que los grupos del Cámbrico fueran más diferentes. Ello sugiere que el Cámbrico puede haber supuesto el principio de algo, pero no un

tiempo de una explosión especial de morfologías con respecto a otros periodos. La idea del cono invertido de diversidad de Gould debe sustituirse por un gradual desarrollo de grupos durante su radiación adaptativa que llevaron a la aparición de los grupos actuales a finales del Cámbrico. Como señala Levinton, "el punto de vista de Gould es más una expresión de ignorancia de la práctica de la sistemática y una errónea impresión del registro fósil del Cámbrico".

7.4. A la búsqueda de las ramas ancestrales

Pero si los grupos animales del Cámbrico son ramas de un árbol evolutivo y no tallos de un césped, ¿dónde están las ramas ancestrales? Los nuevos métodos moleculares de inferencia sobre tiempos evolutivos empiezan a dar la razón a Darwin. El planeta estaba probablemente repleto de vida animal antes del Cámbrico. Hay que explicar primero en qué consisten estos métodos. La divergencia en la estructura de las moléculas de los seres vivos se ha asemejado al tic-tac de un reloj que puede utilizarse para datar momentos importantes de la historia evolutiva, como la aparición de los animales. Las moléculas sufren modificaciones al azar a una velocidad más o menos constante por procesos que no tienen que ver con selección natural. Estos cambios son simples efectos de errores en los procesos de copiado de las moléculas de ADN, las cuales componen los genes y la base de la herencia. La mayor parte de esta variación aleatoria no tiene efectos sobre el fenotipo, por lo que la selección no la elimina ni la favorece (el neutralismo de Kimura nunca significó un reto para el darwinismo porque no trató de variación fenotípica). Si analizamos las moléculas de ADN o proteínas de organismos actuales, podemos determinar el grado de diferencias existente. Si conocemos el tiempo aproximado

transcurrido desde la separación de los linajes que han dado lugar a dos formas actuales teniendo en cuenta la datación de fósiles ancestrales, obtendremos una velocidad de cambios debidos al reloj molecular. Esta velocidad puede ser extrapolada para calcular el tiempo transcurrido desde la separación de linajes más separados en el árbol filogenético, suponiendo que la velocidad de cambio en la molécula en cuestión haya sido constante al deberse a procesos enteramente azarosos.

El primer estudio sobre divergencia molecular en la hemoglobina (Runnegar, 1982) resultó ser un reto para la teoría de la explosión, pues sugería un tiempo de divergencia de los filos de invertebrados de 1.000 millones de años. En 1996, Wray *et al.* llegaron a una conclusión similar (1.200 millones de años) basándose en varias secuencias de proteínas. La posibilidad de que la evolución molecular se acelerara durante la explosión para explicar la discrepancia parece poco probable. Para que esta aceleración de los cambios moleculares pudiera explicar una explosión en 10 millones de años debería multiplicarse por un factor de 65 veces la velocidad normal. Aunque las diferencias en velocidades evolutivas son bien conocidas, cuando se trata de varios genes con distintas funciones implicarían cambios con consecuencias funcionales desastrosas. Además, los cálculos basados en divergencia molecular establecen duraciones mucho más prolongadas para la explosión que el registro fósil. Desde el estudio de Wray *et al.*, una serie de estudios moleculares han producido cálculos de la divergencia de los grandes grupos de animales que se remontan a hace 800 a 900 millones de años. Posteriormente, varios autores han corregido por posibles fuentes de heterogeneidad en velocidades de cambio molecular, llegando a una edad para la divergencia de los grandes grupos de Metazoos pluricelulares de 650 millones de años. Aunque la diversidad de cálculos no parece convincente, todos coinciden en retrotraer la divergencia en al menos cien

millones de años respecto al inicio del Cámbrico y en hacer menos explosivo el proceso. Gould (1998) intentó reducir la importancia de los datos moleculares afirmando que lo importante es la evidencia de un rápido pulso de innovación anatómica, y no si los grupos procedían de uno o múltiples "gusanos" ancestrales. Ello lo afirmó después de haber alegado anteriormente que las divergencias de los grupos realmente coincidían con la aparición de los fósiles.

Lo que es indudable es que, aunque los grupos animales del Cámbrico tuvieran ancestros que divergieron antes, estos ancestros no fueron de gran tamaño y no perforaron el sustrato gracias a estructuras rígidas. ¿Por qué no encontramos fósiles precámbricos si existían ya numerosos grupos de animales si nos creemos la evidencia molecular? Levinton (2001) sugiere que la búsqueda puede haber fracasado por haber buscado en lugares inadecuados. Las condiciones de preservación en el Precámbrico pueden haber sido diferentes a las que imperaron posteriormente. Se deberían buscar fósiles en condiciones de preservación inusuales. También es posible que los animales precámbricos fueran demasiado pequeños para ser preservados como fósiles o para dejar rastros de su actividad en el sustrato. Podrían haber sido todos diminutos, del orden de 1 mm o menores viviendo en los intersticios del sedimento, con lo que la explosión es realmente una explosión en tamaño más que en estructura. Si habitaran en lodos, un pequeño tamaño sería lo esperable si el oxígeno fuera escaso. De 850 especies de invertebrados encontrados actualmente en una playa de una isla alemana, ninguno hubiera podido ser preservado como fósil (Armonies y Reise, 2000). Los grupos hermanos de algunos de los principales filos a menudo no tienen esqueletos y son muy pequeños (Fortey *et al.*, 1996). Lo que sí parece claro es que debían carecer de estructuras externas rígidas y fosilizables. En

cualquier caso, la búsqueda de restos de nuestros ancestros del Precámbrico continúa en la actualidad.

7.5. Las causas de la aparición de estructuras fosilizables

La "explosión" del Cámbrico hace 550 millones de años no implica la aparición de 34 filos *de novo* de un ancestro indiferenciado, como se ha sugerido en ocasiones, sino la evolución geológicamente simultánea de animales de cierto tamaño y estructuras fosilizables externas en 34 filos surgidos previamente durante el Precámbrico hace entre 650 y 550 millones de años (Fortey y Owens, 1990; Bromham *et al.*, 1998). ¿Por qué entonces?, y ¿qué causó esta aparición geológicamente instantánea? Existen dos clases de hipótesis. Unas proponen un estímulo ambiental que disparó un potencial inherente en los grupos animales ya existentes. Otras se decantan por una innovación evolutiva clave, ya sea genes del desarrollo o la capacidad de producir esqueletos, que permitió la diversificación estructural de animales. La separación de los continentes que se inició hace 540 millones de años, puede haber permitido un mayor influjo sobre el clima de las corrientes oceánicas. El inicio del Cámbrico también coincidió con una rotación aparentemente brusca de la corteza terrestre y una consiguiente deriva latitudinal de los continentes de unos 90º. Ello puede haber supuesto un tremendo cambio climático (Kirschvink *et al.*, 1997). Así que hay suficientes evidencias de cambios ambientales justo antes o durante el inicio del Cámbrico que se podrían asociar temporalmente a la explosión, pero hay poca evidencia de causalidad.

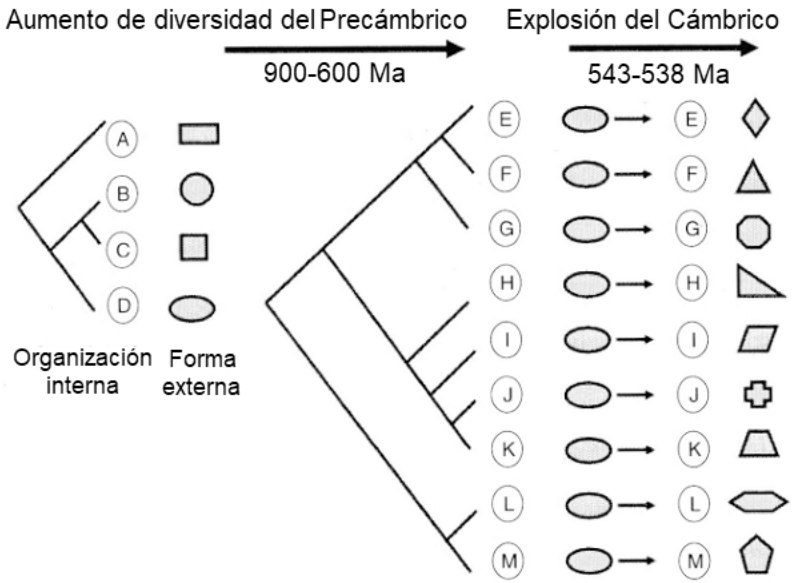


FIGURA 34. Modelo esquemático de la evolución animal antes y durante el Cámbrico: múltiples grupos diversificados durante el Precámbrico y con distintas organizaciones internas (*letras*) pero sin formas externas fosilizables, desarrollaron en un periodo geológicamente breve estructuras defensivas fosilizables (*formas geométricas*) a la vez, en respuesta a presiones selectivas ambientales. El inicio de la diversificación de organizaciones internas está en debate pero antecede en al menos 100 millones de años al período explosivo de diversificación del Cámbrico. Fuente: Modificado de A. Parker, *In the Blink of an Eye. The Cause of the most Dramatic Event in the History of Life*, 2003.

En cuanto a las innovaciones clave, se han propuesto muchas. Una propone que el oxígeno atmosférico aumentó hace unos 600 millones de años, lo que puede haber facilitado el metabolismo aerobio de animales de cierto tamaño y activos. También puede haber permitido la calcificación y formación de esqueletos y estructuras rígidas. Sin embargo, hubo varios aumentos significativos del nivel de oxígeno atmosférico antes del Cámbrico. Valentine *et al.* (1996) han propuesto que fue la aparición del grupo de genes reguladores del desarrollo *Hox* (véase capítulo 8) la que permitió la explosiva radiación del Cámbrico. Sin embargo, no está claro que un aumento en el

número de genes *Hox* sea imprescindible para aumentar la complejidad estructural (Warren *et al.*, 1994). Otros genes están involucrados en partes importantes del desarrollo. La selección natural a favor de una diferenciación anteroposterior (que es lo que inducen estos genes) puede haber facilitado la aparición de los genes *Hox*, y no al revés. La plasticidad fenotípica podría haber facilitado cualquier función génica que asegurara esta diferenciación, con los genes como seguidores (West-Eberhard, 2003). Stanley (1992) propuso la aparición de un sistema nervioso como innovación clave, aunque el ancestro precámbrico probablemente tenía ya un sistema nervioso ligeramente centralizado anteriormente y formado por un plexo difuso. Otra hipótesis postula la aparición de la conducta de perforar el sustrato como innovación clave, pero ello parece más un efecto que una causa de la explosión.

7.6. La aparición de depredadores con visión como nueva presión selectiva

La hipótesis más atractiva para explicar la aparición explosiva de múltiples formas fósiles con estructuras rígidas es la idea expuesta por Andrew Parker en su entretenido libro *In the Blink of an Eye* (2003). En él propone que la explosión fue provocada por el surgimiento de los primeros ojos a partir de receptores de luz más simples en los trilobites a principios del Cámbrico. Sugiere que, a diferencia de otros sentidos como el olfato o el oído, que pueden progresar de forma gradual y probablemente lo hicieron durante el Precámbrico, la capacidad de enfocar una lente y captar las imágenes que resultan del reflejo de la luz sobre los objetos puede aparecer de una forma relativamente brusca. Hay un salto cualitativo entre un órgano capaz de percibir luz y sombras y otro capaz de ver una imagen. Por

supuesto que la capacidad del sistema nervioso para responder a los estímulos provenientes de dichos ojos rudimentarios debe estar presente antes, probablemente favorecida por las ventajas de orientarse en un mundo de luz y sombras y con un sistema nervioso capaz de responder a estímulos químicos, gravitatorios, mecánicos o magnéticos. Según Parker, una vez que aparecieron los primeros ojos en trilobites depredadores (los primeros ojos fósiles compuestos aparecen en estos animales), la presión selectiva sobre potenciales organismos presa para escapar o protegerse experimentaría un salto cualitativo. Ya no había sólo depredadores que se arrastraban por el sedimento hasta que se topaban por azar con alguna presa, sino también animales capaces de detectar a sus presas a distancia y atacar certeramente, como lo hacen muchos depredadores actuales. Cualquier estrategia evasiva fue favorecida en una explosión de formas y conductas nuevas que, a su vez, provocaron respuestas adaptativas en los nuevos depredadores. Gran tamaño, movilidad, caparazones, conchas, espinas, todo el registro de estructuras que vemos en los animales del Cámbrico, fueron de pronto favorecidas por fuertes presiones selectivas. Cualquier atisbo de ojo en los depredadores, la mayoría de ellos del grupo de los artrópodos, se vería seleccionado, llevando a una diversificación en las estrategias depredatorias.

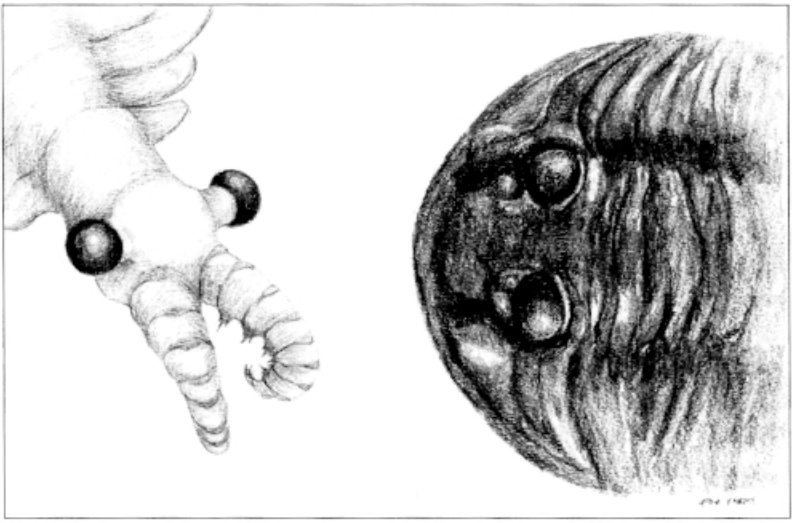


FIGURA 35. Los ojos de depredadores del Cámbrico como *Anomalocaris* (*izquierda*) serían la causa de la explosión de formas rígidas fosilizables en el Cámbrico. Los ojos compuestos de los trilobites (*derecha*) fueron probablemente el inicio de la carrera de armamentos que revolucionó la vida animal en el Cámbrico al crear nuevas presiones selectivas, según Andrew Parker.

Según la hipótesis de Parker, estos depredadores visuales, como el gran *Anamalocaris* del Burgess Shale, revolucionaron los ecosistemas del Cámbrico, contribuyendo a la creación de numerosos nichos ecológicos nuevos derivados de distintas formas de evasión, que a su vez condicionarían formas de alimentarse, reproducirse, etcétera. Por ejemplo, el nicho de una presa móvil sería muy diferente del de una presa sésil que se protege con estructuras rígidas. Las llamadas carreras de armamentos entre depredadores y presas estudiadas por los ecólogos hoy día estarían pues detrás de la explosión del Cámbrico. La pregunta es por qué la selección natural favoreció la aparición de la visión hace 550 millones de años y no antes. Parker especula sobre cambios en la intensidad de la luz solar que llegaba a la Tierra debidos a movimientos del sistema solar, cambios en la composición de la atmósfera y por tanto en su transparencia, y cambios en la transparencia del agua marina debido

a cambios en los sedimentos depositados. Al final, la atractiva hipótesis sobre innovaciones clave de Parker, tiene que remitirse a algún estímulo ambiental. En cualquier caso, casi todas las hipótesis contemplan cambios en presiones selectivas para explicar la explosión. Sólo los partidarios de la aparición fortuita de complejos de genes del desarrollo, probablemente debido a alguna propiedad especial de los genomas tempranos (Sampedro, 2002), postulan causas no asociadas a presiones selectivas. Como comentaremos en el capítulo 8, algunos biólogos del desarrollo ofrecen la resistencia más denodada a conceder cualquier importancia a la selección natural, y esperan a un nuevo Darwin que les explique la diversificación de la vida.

7.7. ¿Por qué no han aparecido nuevos filos de animales desde el Cámbrico?

La siguiente pregunta que plantea la explosión de formas animales en el Cámbrico es, según Gould y sus seguidores, por qué no han surgido nuevos filos de animales más tarde. Es como si el potencial de la evolución para crear tipos de animales totalmente distintos se hubiera agotado en la supuesta explosión. Se han propuesto varias ideas para explicar por qué no han aparecido posteriormente nuevos tipos de animales. Buss (1987) propuso que una vez evolucionó la segregación temprana de la línea germinal (la que da lugar a gametos) del resto de las células del organismo, y por tanto la individualidad en los animales, no pudieron surgir formas nuevas y radicalmente distintas de animales, ya que las mutaciones que ocurrieran en células ajenas a la línea germinal no se expresarían evolutivamente. Sin embargo, podrían haberse producido mutaciones en la línea germinal. Además, hay filos enteros en los que la segregación es muy tardía y existe una variación intrafilética muy

grande en cuanto al momento de la segregación. Otros biólogos defienden la teoría de los nichos vacíos, según la cual las novedades evolutivas prosperan cuando hay recursos sin explotar o una oportunidad ecológica, como la ausencia de competidores o depredadores. No sería posible la evolución de grupos radicalmente diferentes cuando todo el espacio ecológico está ocupado. La radiación evolutiva en archipiélagos sin competencia o depredación podría apoyar esta idea, aunque las radiaciones en islas no suelen producir tipos radicalmente distintos. Sin embargo, la competencia también puede favorecer la innovación. Una mayor riqueza de especies puede crear nuevos nichos para otras que pueden explotar sus tejidos vivos o muertos, sus conductas y sus residuos. La extinción masiva del final del Pérmico, que vació los ecosistemas de especies, podría haber favorecido la evolución de nuevos filos, pero no lo hizo. Importantes innovaciones relacionadas con la ocupación de nichos, como la respiración en el aire o las alas para volar, no se corresponden con el nacimiento de nuevos filos. Resumiendo, nicho ecológico y filo tienen poco que ver.

7.8. La clasificación genealógica impide descubrir nuevos filos

Es muy probable que la evolución temprana se caracterizara por una multiplicidad de experimentos bioquímicos y de organización celular. La pluricelularidad probablemente surgió repetidas veces. Desde cualquier origen en un conjunto común de elementos de construcción, la evolución subsiguiente puede representarse como una serie de ramas ancladas en ese origen o raíz. Muchos animales tempranos extintos representaron probablemente combinaciones de elementos que no resultaron viables a largo plazo por presiones selectivas. Su desaparición temprana ha creado vacíos en el árbol que los descendientes de

otras ramas no han podido cubrir. Pero el principal problema en el reconocimiento de nuevos filos no proviene de esta historia temprana de combinaciones de rasgos que ha resultado en el árbol genealógico que conocemos, sino en la sistemática (disciplina que da nombre y clasifica a los organismos).

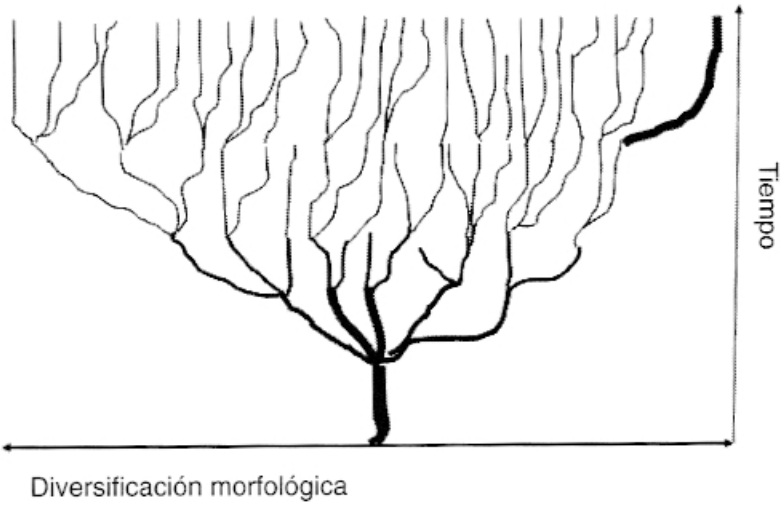


FIGURA 36. Las ramas gruesas no suelen crecer desde ramas finas en los árboles. Los filos tienen necesariamente que ser ancestrales, y por tanto, por definición, no pueden surgir nuevos filos.

West-Eberhard (2003) argumenta que, dado que la filogenia puede ser representada como un árbol que parte de una raíz común y que la clasificación filogenética que hemos adoptado es jerárquica, es evidente que las ramas más cercanas al tronco corresponderán a las categorías taxonómicas mayores (reinos, filos), y que éstas serán necesariamente las más antiguas. Como dijo Simpson (1944) "las categorías superiores aparecen primero". Pero ¿es este aserto algo más que una obviedad? El patrón de ramificación, no el origen de importantes rasgos organizativos, es lo que ordena nuestra percepción de los principales grupos taxonómicos. En una clasificación basada en la genealogía, una forma nueva derivada de un fósil reconocido o de un taxón existente no será clasificada como categoría superior, porque

las variantes se clasifican sobre la base de parentesco y ascendencia, no por su grado de distinción o similitud fenotípica. Nunca vamos a dar la categoría de filo a un grupo reciente surgido necesariamente de uno reconocido más antiguo. La elevada reputación taxonómica de los famosos fósiles del Burgess Shale (Conway, Morris 1998), bastante rebajada recientemente como señalábamos antes, se debe sin duda a que no conocemos sus fenotipos alternativos ni todas las fases de su desarrollo para poderlos relacionar adecuadamente con grupos reconocidos. Los argumentos de que la mayoría de los filos se originaron cuando los genes del desarrollo estaban menos integrados (John y Miklos, 1988) consideran que todavía podrían surgir nuevos filos de organismos sencillos como bacterias. Sin embargo, la fuerza del principio de clasificación derrotaría los esfuerzos clasificatorios: si surgiera un nuevo plan de organización entre las bacterias, sería reconocido como una bacteria por genealogía.

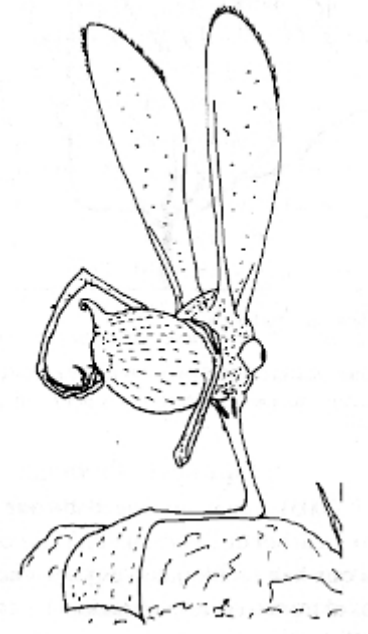


FIGURA 37. Incluso animales tan extraños como los curiosos rinogrados, inventados por Harald Stümpke (1967) en su divertida parodia de una radiación evolutiva, caminan, vuelan, nadan y escarban con la nariz, pero serían clasificados como mamíferos por el grupo del que proceden, a pesar de sus manifiestas y grotescas novedades morfológicas. Fuente: Modificado de H. Stümpke, *The Snouters. Form and Life of the Rhinogrades*, 1967.

Bonner (1988) cita 10 orígenes independientes de organización multicelular en organismos eucariotas modernos, que son todos clasificados por sus células componentes y no como nuevos filos. Tampoco la pérdida de una estructura importante sirve como justificación para un nuevo filo. Las ascidias que han perdido la notocorda son incluidas en el mismo género del que obviamente derivan. Ningún grado de originalidad morfológica puede superar el poder de las clasificaciones existentes basadas en la jerarquía genealógica. Por la fuerza de la taxonomía sistemática, todos los filos son antiguos (West-Eberhard, 2003).

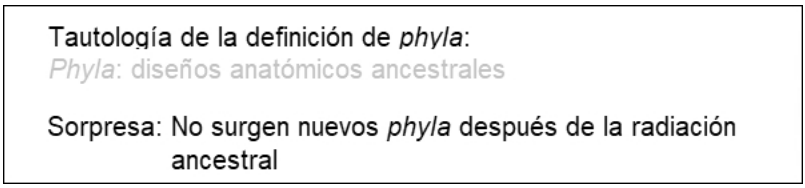


FIGURA 38. Si se define algo basándose en un determinado criterio, no debe uno asombrarse de que dicho criterio se cumpla.

7.9. Los filos surgieron como especies nuevas, no como filos radicalmente distintos entre sí

El argumento de Gould (1989) sobre la incapacidad de la selección natural para promover reestructuraciones drásticas sólo representa la obviedad de que hemos eliminado, por definición, la posibilidad de aparición de nuevos filos. Dawkins (2003) es sarcástico respecto a la enorme diversidad de filos del Cámbrico. Es evidente que si consideramos aquellos animales antiguos a la luz de nuestras modernas categorías filogenéticas, casi todos han de ser filos por muy parecidos que fueran morfológicamente, porque sabemos que a partir de ellos surgieron grupos filogenéticamente separados desde aquellos tiempos remotos. Si los hubiéramos estudiado entonces, no habríamos podido predecir los grupos a los que iban a dar lugar. Imaginemos los inicios de la separación entre dos filos cualesquiera. Es indudable que debieron de ser mucho más parecidos entre sí que sus descendientes, porque las diferencias entre grupos taxonómicos se van acrecentando en el curso de la evolución. Ésta es la base de cualquier hipótesis sobre filogenias de organismos actuales y lo que se deduce del registro fósil. Es decir, en los inicios, los filos empezarían como simples especies nuevas, no como organismos radicalmente distintos (Dawkins, 2003). Sólo hay que retroceder imaginariamente de generación en generación hasta la base del árbol en el momento de la separación

de dos filos. Sólo un saltacionista puede pensar en la separación como un evento abrupto. El esencialismo de Gould le hace ver a los filos no como divergiendo de parientes próximos, sino como formas ideales surgidas totalmente diferenciadas por algún salto en el espacio morfológico realizado por algún "monstruo esperanzado".

La falta de aparición de nuevos planes básicos de organización se debe, por tanto, a la imposibilidad de discernirlos en un esquema filogenético. Sólo una identificación de cuáles son las características estructurales y funcionales que debe cumplir un filo permitiría comprobar la idea de las limitaciones del surgimiento de diseños morfológicos radicalmente nuevos. Como veremos en el capítulo 8, los mapas de compartimentación de genes reguladores del desarrollo ofrecen una base objetiva para establecer filos. La conservación evolutiva de estos mapas, no la morfología de los fenotipos, permite justificar a la sistemática moderna. Sólo radicales reestructuraciones en estos mapas permitiría surgir a grupos con la categoría morfológica, aunque no histórica, de filos. El hecho de que estas reestructuraciones no se produzcan se debe al papel enormemente conservador de la selección natural.

8

¿RESTRICCIONES DEL DESARROLLO? EVO-DEVO Y VARIACIÓN FACILITADA COMO SOPORTES DEL DARWINISMO

> Existe actualmente una tendencia a minimizar la acción de la selección natural en la producción de formas orgánicas, y colocar en su lugar ciertos principios fundamentales de variación o leyes de la forma; que se propone son los principales originadores de las diversas líneas de desarrollo y de la mayor parte de la variedad de formas y estructuras en los reinos vegetal y animal. Estas opiniones han sido además aprovechadas por los divulgadores para poner en duda y desacreditar toda la teoría de la evolución, y especialmente la presentación por Darwin de esta teoría, para desconcierto del público, que no es capaz de decidir hasta qué punto las nuevas consideraciones, aunque estuvieran bien fundamentadas, tienden a subvertir la teoría darwinista, o si en realidad son meras partes subsidiarias de la misma, y totalmente impotentes sin ella para producir cualquier efecto. (Alfred Russell Wallace, 1889)

8.1. Lo que evoluciona son los fenotipos

Las frases anteriores escritas hace ya más de un siglo podrían también haber sido escritas en la actualidad. Parece que apenas hemos avanzado y el público sigue tan desconcertado como en tiempos de Wallace. En un congreso de Biología Evolutiva en el que defendí el papel de la selección natural en la evolución fenotípica, se me respondió por parte de biólogos del desarrollo que lo que realmente evoluciona son los procesos y patrones en el desarrollo de los organismos, no los fenotipos inmersos en un contexto ecológico. Es cierto que los fenotipos resultan de estos procesos ontogenéticos que desde el cigoto organizan el desarrollo de los organismos hasta convertirlos en adultos reproductores capaces de propagar hereditariamente dichas formas de desarrollo. Pero también lo es que los fenotipos que sucumben en la lucha por la vida o fracasan como reproductores no pueden transmitir a nadie estas formas de desarrollo basadas en la acción de complejas tramas de genes reguladores. Sin selección, no hay explicación sobre la predomi-

nancia de unos tipos de desarrollo sobre otros que podrían existir. La búsqueda del Santo Grial para algunos biólogos del desarrollo de principios del siglo XXI consiste en encontrar la explicación de cómo se origina la variación en patrones de desarrollo, como a principios del siglo pasado los mutacionistas buscaban en las mutaciones de genes las causas de la evolución. Pero aunque descubrieran cómo se origina la variación en la organización de los genes reguladores del desarrollo, ello no explicaría los patrones existentes en la actualidad. Para eso necesitan la fuerza de la selección natural, que favorece a ciertos fenotipos resultantes más que a otros. ¿Cuál es el mecanismo que proponen para explicar la diversificación de fenotipos existente? Las respuestas sólo expresan el *cómo*, no el *porqué* de lo que ha ocurrido en la evolución de los patrones del desarrollo. La diferenciación entre causas próximas y últimas de un fenómeno evolutivo debe tenerse en cuenta en la biología del desarrollo. Las apasionantes investigaciones sobre los genes del desarrollo nos están describiendo el funcionamiento de la regulación de la transcripción génica, no explicando su evolución. Afortunadamente, la nueva biología del desarrollo comienza a aproximarse al tema crucial de por qué han surgido determinados patrones del desarrollo en el curso de la evolución. Para ello, el desprecio del papel de la selección natural sobre fenotipos en su medio natural será un lastre a abandonar cuanto antes. La búsqueda de un nuevo Darwin en los laboratorios de genética molecular es una quimera basada en una falsa comprensión de la teoría de la selección natural.

8.2. Una importante laguna en la Síntesis

La Síntesis Moderna, calificada como el enemigo que debe ser abatido por cualquier heterodoxo que se precie, fue en rea-

lidad la conjunción de la genética de poblaciones, la sistemática y algo de paleontología. En ella apenas figuraron la ecología ni la biología del desarrollo. Es indudable que estas importantes lagunas en la composición de las disciplinas integrantes la hicieron incompleta, y que sus principales adherentes parecieron demasiado satisfechos con el producto resultante como para intentar incorporar otros elementos. La ecología evolutiva se incorporó a partir de los trabajos de David Lack en los años cincuenta del pasado siglo, y, más claramente, a partir de los de George Williams, Edward O. Wilson, William Hamilton y Robert Trivers en los sesenta y principios de los setenta. Los exponentes fundamentales de la biología del desarrollo habían sido tradicionalmente reacios al darwinismo desde el siglo XIX, y se mostraron posteriormente críticos en general con los resultados de la Síntesis. Desde William Bateson (1894), muchos contrincantes del darwinismo han argumentado que los aspectos cruciales del diseño ya están presentes en la variación surgida por procesos del desarrollo antes de que la selección natural actúe. Ello contradice el poder de la selección para moldear pequeños y graduales cambios, como proponía Darwin. La ortodoxia de los pequeños cambios en el material genético como sustrato principal de los cambios evolutivos, y el relegamiento del desarrollo a una caja negra sin mayor trascendencia fueron los principales obstáculos para que los biólogos del desarrollo se sintieran cómodos con la Síntesis. La fusión de la biología del desarrollo con las técnicas de la biología molecular durante las últimas décadas ha incorporado nuevos elementos a la teoría evolutiva al explicar cómo se pueden producir cambios fenotípicos rápidos provocados por cambios en la regulación génica, y cómo la selección natural puede operar sobre un sustrato inagotable de variación en la regulación de la acción génica, pero en ningún momento ha trastocado la base de la teoría: la

selección sigue siendo imprescindible para explicar por qué se observan unos cambios y no otros.

8.3. Evo-Devo y el misterio de la aparición de novedades morfológicas

Hay un problema, al que ya se enfrentó Darwin, que fue repetidamente utilizado contra su teoría de la selección natural y que sigue siendo esgrimido actualmente por los defensores del diseño inteligente. Es el de la complejidad y perfección de órganos como el ojo de muchos animales o las alas de las aves. ¿Cómo pudo formarse algo tan complejo y perfecto por pequeños cambios graduales en el fenotipo determinados por pequeñas mutaciones en el material genético? Si algo cambia, ¿no se alterarían de forma deletérea otros aspectos del órgano en cuestión durante el desarrollo del mismo? ¿Cómo puede la selección natural de pequeños cambios modificar gradualmente estructuras complejas hasta producir la aparente perfección de lo que observamos ahora? Para muchos es inimaginable el tiempo necesario para probar miles de pequeñas modificaciones, muchas de ellas potencialmente disruptoras de los procesos de desarrollo, que conduzcan de los primeros rudimentos de las estructuras hasta su estado de perfección actual. Sólo saltos bruscos en el espacio morfológico propuestos por saltacionistas como Bateson o Goldschmidt, desconocidas leyes de la física propuestas por la ciencia de la complejidad (capítulo 10) o un diseñador divino (diseño inteligente) pueden llevar de un punto a otro en el tiempo evolutivo disponible.

La biología del desarrollo ha avanzado tan rápidamente en las últimas décadas, debido a mejoras tecnológicas en el estudio de la función génica, que ha dejado obsoletas rápidamente a ciertas ideas sobre evolución fenotípica, pero no así a la idea de

la importancia de la selección natural para explicar la evolución. Muchos lectores se han dejado llevar por la retórica de algunos divulgadores que utilizan los más recientes resultados de los biólogos del desarrollo para postular que contradicen a la teoría de Darwin. Como veremos a continuación, se confunde variación con selección y se hace una lectura apresurada y sesgada de lo que ha desentrañado la disciplina conocida como Evo-Devo, producto de la fusión de la embriología tradicional con la biología molecular. Así, se han intentado extraer conclusiones antidarwinistas por algunos practicantes de la biología del desarrollo, mientras, por otro lado, algunos de los principales investigadores de la disciplina postulan que han ofrecido una solución al dilema de Darwin y con ello han reforzado su teoría.

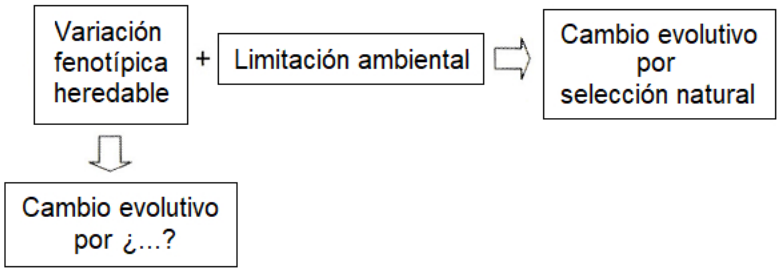


FIGURA 39. Dos modelos de evolución: uno basado en un mecanismo conocido, y el otro sin mecanismo propuesto hasta la fecha. Los partidarios de la evolución por variación a secas (sean macromutaciones o cambios reguladores durante el desarrollo) deberían aclarar cuál es el mecanismo alternativo.

8.4. La regulación de la transcripción génica como base del desarrollo

La propuesta principal de la Evo-Devo es que los cambios morfológicos (y en menor medida los fisiológicos y conductuales) se deben principalmente a cambios en las partes del geno-

ma que regulan la actividad de ciertos genes muy importantes en el desarrollo, es decir, no a genes que codifican proteínas que participan en el metabolismo celular, como postulaba la Síntesis. Desde los descubrimientos pioneros de Jacques Monod y François Jacob en los años sesenta del pasado siglo en bacterias, sabemos que los genes que codifican proteínas en organismos pluricelulares tampoco se transcriben a ARN (que a su vez se traducirá a proteínas) en cualquier momento y localización. Su transcripción normalmente requiere la activación o desrepresión de regiones reguladoras del genoma por parte de moléculas (normalmente proteínas) que sólo actúan en determinadas células, tejidos o campos. Las proteínas reguladoras que regulan la transcripción de un cierto gen codificador no son las mismas en cualquier momento y localización durante los procesos de desarrollo. Carroll (2005) denomina a las secuencias de ADN a las que se acoplan estas proteínas "interruptores genéticos", y al conjunto de los interruptores que afectan a un mismo gen codificador un "elemento regulador". Mutaciones en estos elementos reguladores no implican cambios en proteínas, sino variación en su receptividad a proteínas reguladoras, y, por tanto, modificaciones en el lugar y momento de la transcripción de las partes codificadoras reguladas por ellos.

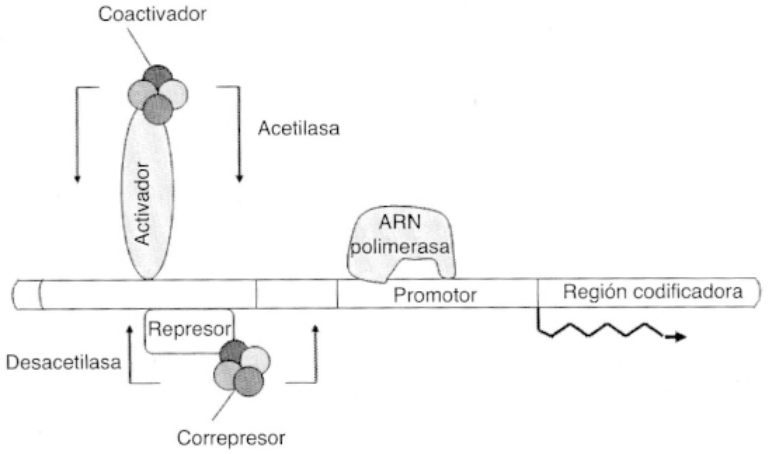


FIGURA 40. Complejidad de los procesos de regulación de la acción de cualquier gen en animales. La transcripción específica de la región codificadora a ARNm para la traducción a proteínas es facilitada por la enzima ARN polimerasa asociada a la región promotora del gen, próxima al punto de inicio de la transcripción. Ésta sólo se inicia si se forman determinados complejos de proteínas que bloquean (represores) o liberan (activadores) una parte del genoma, próxima o separada del gen, llamada elemento regulador. Estos complejos están formados por ciertas proteínas llamadas factores de transcripción, en asociación con otras proteínas coactivadoras o correpresoras que afectan al estado de la cromatina del elemento regulador, en combinación con las enzimas acetilasa y desacetilasa. Los factores de transcripción son específicos de células, tejidos y campos o responden a señales celulares concretas. Fuente: Modificado de S. B. Carroll *et al., From DNA to Diversity. Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*, 2005.

Además, existen unos pocos centenares de genes de entre los miles que coexisten en los genomas de animales, a los que Carroll *et al*. (2005) denominan *genes constructores* o "de la caja de herramientas" (del inglés *toolkit*), que son cruciales para la determinación del patrón morfológico durante el desarrollo, al permitir la diferenciación celular en las distintas partes del organismo y la formación de órganos y estructuras. Un mismo gen constructor puede ser regulado en su expresión por diferentes interruptores en distintas partes del organismo. Estos genes constructores, una vez activados en una determinada

parte del embrión por la acción de sus interruptores, que a su vez son activados por proteínas procedentes del entorno de la célula (por transcripción de otros genes, claro), ponen en marcha una cadena de activaciones o represiones de genes que acaban resultando en una estructura morfológica determinada. Así pues, los genes constructores regulan la acción de otros genes. La regulación génica explica por qué, a pesar de que todas las células de un organismo pluricelular poseen exactamente los mismos genes (o alelos de cada locus, para ser más exactos), éstas se desarrollan para formar células muy distintas en las diferentes partes del mismo (variación epigenética, véase capítulo 13). Las proteínas que activan o reprimen a los interruptores, llamados *factores de transcripción*, son elementos del ambiente que rodea a las células, lo que en un embrión significa que son producto de células situadas en las proximidades.

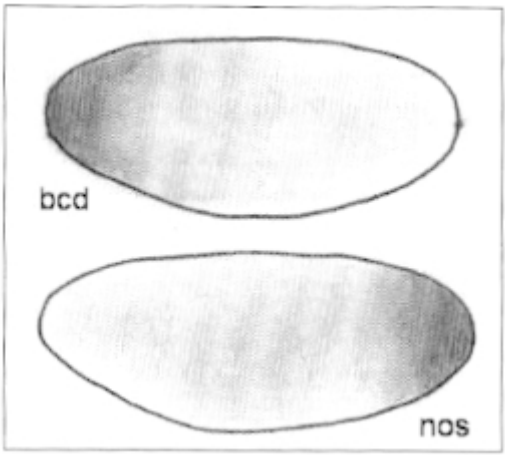


FIGURA 41. Gradientes de distribución en los dos polos de un embrión de la mosca *Drosophila* de las proteínas Bicoid (bed) (*imagen superior*) y Nanos (nos) (*imagen inferior*), ambas procedentes del organismo materno. Proteínas como ésta van a iniciar la organización del embrión por activación diferencial de genes constructores. Fuente: Modificado de S. B. Carroll *et al., From DNA to Diversity. Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*, 2005.

La organización del embrión empieza por la distribución desigual en el cigoto de ciertas moléculas sintetizadas por el organismo materno que determinan diferencias en la regulación génica entre las primeras células en que se divide el cigoto. Esta ligera variación inicial se va profundizando y haciendo cada vez más compleja por cascadas de activación o represión diferencial de genes en grupos de células cada vez más especializadas, en un proceso de una complejidad abrumadora, pero basado en unos principios muy sencillos de regulación de la transcripción génica que ya esclarecieron en bacterias Monod y Jacob. La complejidad del proceso viene dada por la operación diferencial de centenares de proteínas reguladoras a la vez y en secuencias ordenadas por las cascadas de activación o represión de genes reguladores. Los factores de transcripción tienen formas tridimensionales complejas, con puntos en los que su estructura se acopla al ADN regulador de los interruptores, activando o reprimiendo así el inicio de la transcripción de otros genes. Tienen además otros puntos en los que se pueden acoplar a otras moléculas que pueden a su vez hacer cambiar su conformación espacial y eliminar o activar su función sobre el ADN regulador. Son, al fin, las propiedades de afinidad química por distintas moléculas de las proteínas reguladoras las que explican la regulación génica, y por ende, la diferenciación celular durante el desarrollo y la formación y el funcionamiento del fenotipo a lo largo de la vida de los organismos. No sólo el desarrollo depende de la regulación génica; también la fisiología de los organismos adultos depende, en el día a día, de la regulación de la acción génica por proteínas reguladoras, hormonas y otras moléculas. Hay que mencionar aquí que esto se conoce mucho mejor en animales que en otro tipo de organismos pluricelulares.

8.5. La regulación génica permite cambios morfológicos graduales

Según la Evo-Devo, la evolución reguladora es poderosa porque permite que pequeños cambios en un gen constructor afecten a muchos procesos a la vez y de forma diferente en distintos contextos celulares (la llamada pleiotropía de los genes constructores). Cambios en un interruptor de un gen constructor pueden afectar a todos los genes reguladores corriente abajo en la cascada regulatoria, del mismo modo que éstos, a su vez, pueden activar o reprimir numerosos genes codificadores de proteínas relacionadas con el metabolismo celular. Además, los interruptores están organizados de forma modular en los organismos, es decir, funcionan de forma diferente en distintas partes del organismo. Como veíamos antes, un mismo gen puede ser activado por distintos factores de transcripción activando diferentes interruptores en distintas partes del organismo. Si se cambia por mutación la secuencia de ADN de un interruptor que regula la actividad de un gen, ello afecta a la regulación de este último en la parte del organismo en la que opera dicho interruptor, no en todas las partes en las que actúa dicho gen. Así, cambios reguladores en una estructura morfológica favorecidos por selección, no tienen por qué afectar a partes del organismo donde tendrían efectos deletéreos.

Otra fuente de creatividad, según la Evo-Devo, son los cambios reguladores, a menudo crípticos y difíciles de detectar en cuanto a su expresión fenotípica, y que, por tanto, no afectan negativamente al fenotipo, pero son una fuente inagotable de variación gradual, que es la materia prima de la selección natural. Dada la redundancia de muchas rutas reguladoras que acaban afectando al mismo proceso, se puede variar una sin que el fenotipo pierda viabilidad al haber otra alternativa disponible. Además, los interruptores que regulan la actividad de los genes

codificadores se pueden combinar de mil maneras en cuanto a su funcionamiento, de forma que se crea continuamente variación en la expresión temporal y espacial y en el nivel de expresión de muchos genes que generan variación fenotípica sobre la que opera la selección. Para la Evo-Devo existe una ingente cantidad de variación genética y morfológica (es decir, fenotípica) latente en las poblaciones naturales que permiten una rápida respuesta a la selección natural ante cualquier cambio ambiental. Y ello sin implicar el cambio en una sola proteína activa en el metabolismo celular, sólo en proteínas con función exclusivamente reguladora de la acción génica, o incluso en regiones reguladoras de ADN que no codifican proteínas. Sólo cambios en el ADN regulador en diferentes momentos o partes del organismo permitirían cambios no letales en el fenotipo que serían favorecidos por la selección natural. No me resisto a citar el penúltimo párrafo del libro de texto sobre Evo-Devo de Carroll *et al*. (2005): "Llegamos a una visión —quizá más sofisticada en virtud de la moderna embriología, genética y biología molecular— que no se aleja mucho del espíritu, sino del corazón, de las ideas originales de Darwin".

Carroll y muchos practicantes de la Evo-Devo, se han revelado como firmes defensores de la vigencia del gradualismo darwinista, como renovadores de la base empírica de la teoría de la selección natural y tan darwinistas como en su día fueron Mayr, Dobzhansky o Simpson. La Evo-Devo ha sustituido los imprecisos términos sobre variación genética de la Síntesis Neodarwinista por una detallada descripción de la función de ciertos elementos genéticos con implicaciones evolutivas (los elementos reguladores), y ha descubierto un enorme campo de acción para la selección natural sin los problemas que entrañan cambios en proteínas básicas para el metabolismo celular. En lugar de debilitar a la teoría de Darwin, la ha reforzado enormemente. ¿De dónde se han sacado algunos deconstructores

del darwinismo sus conclusiones sobre las implicaciones de la biología del desarrollo para la teoría de la selección natural? Probablemente las hayan deducido de una forma poco exacta de expresarse en textos de Evo-Devo. Un ejemplo son frases como "Los genes *Hox* esculpieron la evolución del número y patrón de las alas de los insectos" (Carroll *et al.*, 2005) o "La causa última de la represión de las alas es que los interruptores en genes que participan en la formación de las alas desarrollaron secuencias de respuesta a proteínas *Hox* que resultaron en que fueron desconectados en segmentos seleccionados" (Carroll, 2005). Estas afirmaciones son inexactas porque no explican la variación en los rasgos fenotípicos más que al nivel del *cómo*, no del *porqué*. ¿Por qué los genes esculpen determinados fenotipos y no otros imaginables? ¿Por qué los insectos perdieron las alas en los segmentos abdominales? En los seres vivos la explicación de las causas próximas no sustituye a la explicación de las causas últimas, y Carroll, en la segunda cita, confunde los dos tipos de causas. Desgraciadamente es cierto que en muchas disciplinas biológicas la pregunta "¿por qué?" nunca se plantea, sin lo cual las implicaciones evolutivas quedan resueltas de manera incompleta. La Evo-Devo nos explica cómo funcionan los genes del desarrollo, no por qué existen ciertos circuitos reguladores y no otros posibles. Al final hay que explicar por qué los insectos perdieron las alas abdominales, y los detalles sobre el funcionamiento de los circuitos reguladores son de poca ayuda. El funcionamiento del fenotipo de los insectos primitivos en su ambiente debería conocerse para poder determinar las implicaciones de distintos patrones de desarrollo sobre sus posibilidades de sobrevivir y reproducirse. Sin el estudio de fenotipos no se pueden explicar los factores que esculpieron la forma de los insectos. Carroll reconoce el papel fundamental de la selección natural al definir una "novedad morfológica" como "una estructura o patrón, o incluso un diseño corporal

completo, con una nueva función adaptativa". Hay que entender la función adaptativa de las estructuras para llegar al porqué del funcionamiento de los genes reguladores. Con la salvedad de algunas frases confusas, Sean Carroll cita en su amenísimo libro sobre Evo-Devo multitud de ejemplos del poder de la selección natural, y muestra una comprensión detallada de la ecología de los organismos que estudia a nivel molecular.

FIGURA 42. Sean B. Carroll, brillante investigador en Evo-Devo y uno de los mejores divulgadores de la evolución hoy día. Fuente: Sean B. Carroll, *The Making of the Fittest*, 2006.

Un punto de ataque de cierta crítica antidarwinista es el del gradualismo de los cambios fenotípicos que postulaba Darwin. Si la morfología cambia a discreción sólo con modificar circuitos regulatorios básicos en la construcción del organismo, algo aparentemente fácil en las moscas de laboratorio, la selección se encuentra con morfologías variopintas de un plumazo y debe intentar hacer algo con ellas. Se supone que puede pulirlas algo para hacerlas más viables, pero poco más. El argumento es similar al de los genetistas históricos como Bateson o al de los

saltacionistas como Goldschmidt que comentábamos en el capítulo 5. La variación brusca surge por sí sola, y la selección debe intentar hacer algo con ella. Sin embargo, lo que la selección suele hacer con toda esa variación brusca es hacerla desaparecer de inmediato en la competencia con fenotipos más viables o incluso a nivel embrionario. A riesgo de resultar repetitivo, hay que resaltar que la teoría darwinista postula que el cambio evolutivo se produce por selección natural de la variación fenotípica existente, en interacciones ecológicas. Si la variación surgida es demasiado brusca, suele resultar en fenotipos inviables. La selección opera sobre fenotipos viables, pues los inviables ni siquiera figuran en el proceso. Las moscas homeóticas surgidas en el laboratorio son seguramente inviables. Son modificaciones regulatorias menos bruscas las que tienen mayor probabilidad de prosperar si tienen una fuerte selección a su favor (capítulo 5).

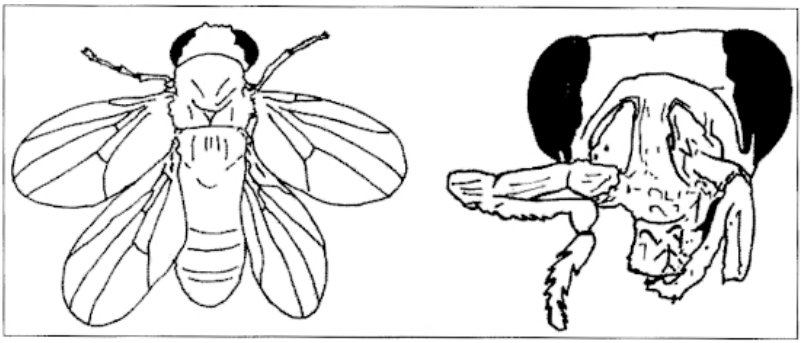


FIGURA 43. Mutantes de *Drosophila* observados en el laboratorio, con cuatro alas en lugar de dos (*izquierda*), o patas donde debería haber antenas (*derecha*). Nadie cree realmente que estos mutantes sean viables en estado natural. La viabilidad de los fenotipos está asegurada por pequeños cambios en el fenotipo determinados por cambios en la regulación génica, no por saltos al vacío. Fuente: Modificado de S. B. Carroll *et al., From DNA to Diversity. Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*, 2005.

8.6. La conservación de los genes constructores

Otro resultado importante de la Evo-Devo es que los genes constructores, entre los que se encuentran los famosos genes *Hox* que determinan la formación del eje anteroposterior de muchos animales, han sido conservados en el transcurso de la evolución en cuanto a su funcionamiento. Es decir, los mismos genes constructores, ligeramente modificados, determinan las mismas estructuras en organismos muy separados filogenéticamente. El gen que regula la formación de los ojos en los mamíferos es prácticamente idéntico al que regula la formación del muy diferente ojo de los insectos. Si se trasplanta el gen *Pax-6* de las células de un ratón a las de una mosca se consigue la formación de ojos de mosca, es decir, es una señal conservada que induce la formación de ojos en cualquier metazoo por los genes de formación de ojos característicos de cada organismo. Pero ello no quiere decir que ojos tan distintos sean determinados por los mismos genes en distintos animales, sino que las señales que inician su desarrollo son las mismas. Citando a Levinton (2001), es como el disparo de pistola que da la salida en una carrera de coches y en otra de atletismo. Aunque el funcionamiento mecánico del coche y del atleta no tienen nada que ver, la señal de inicio de la carrera es la misma y ha sido conservada por su aspecto práctico al depender de un receptor común (en el caso de las carreras el oído del piloto o atleta). Alterar la función señalizadora de ciertos genes reguladores tendría más inconvenientes que ventajas. Como han señalado Carroll *et al.* (2005) "la conservación funcional de interruptores como las proteínas *Hox* probablemente derive de las limitaciones impuestas por la regulación que ejercen sobre un número potencialmente elevado de genes diana".

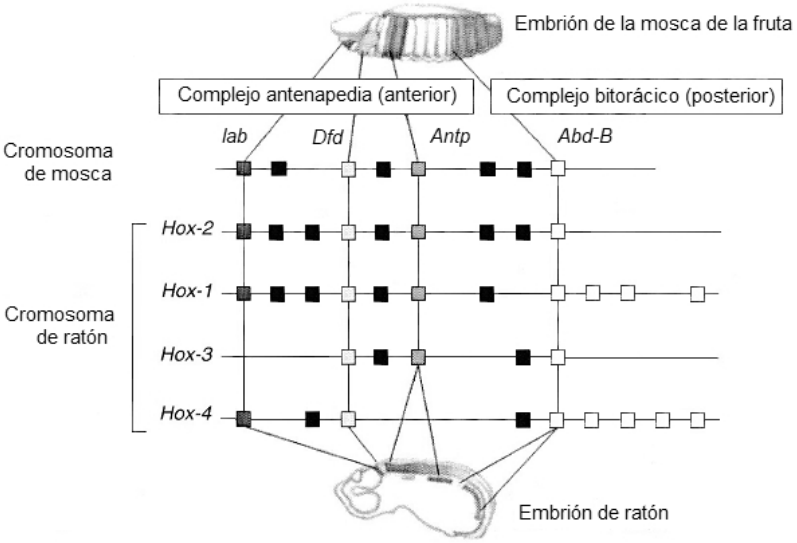


FIGURA 44. Disposición de los diferentes genes constructores *Hox* en moscas y ratones, y lugares de activación en embriones de mosca y ratón de los mismos genes constructores. La diversificación morfológica reside en la duplicación repetida de varios genes, no en la creación de nuevos genes constructores. La selección natural ha impedido alterar circuitos básicos de regulación génica durante cientos de millones de años. Fuente: Modificado del blog evolutionibus.

Ello nos lleva al principal argumento antidarwinista de ciertos divulgadores de la Evo-Devo: dado el conservadurismo de las funciones de los genes maestros del desarrollo, la selección natural no habría sido capaz de modificarlas y sería por tanto un mecanismo impotente. Maynard Smith (2000) explica perfectamente por qué la teoría de Darwin nos hace esperar la conservación de las señales durante el desarrollo: "Si la evolución promovida por la selección natural ha de conducir a cambios adaptativos (en lugar de limitarse a conservar las adaptaciones ya presentes), ha de ser cierto que cada paso mejore las posibilidades de supervivencia aunque sólo sea un poco. No basta con que el resultado final de muchas mutaciones genéticas haya de ser una estructura adaptativa si cada una de las mutaciones no tiene su propia utilidad. La evolución no hace pre-

visiones y no puede incorporar los primeros cambios de no ser adaptativos, o por lo menos no perjudiciales… Aplicado a los genes señalizadores, esto implica que, si se tiene una cascada de genes reguladores, con una A que conecta (o desconecta) los B, C y D, que a su vez conectan a E, F, G y H, etc., el gen con el que no hay que 'tontear' es A… En otras palabras, la evolución por medio de la selección natural ha asegurado la conservación de las señales que actúan en los inicios del desarrollo embrionario". Ésta es una aplicación del principio "si funciona, no lo toques" a las fases iniciales, y por tanto fundamentales, del desarrollo. Hay que matizar que la selección no siempre conserva las fases iniciales del desarrollo, que pueden modificarse adaptativamente. Así, por ejemplo, el gen Bicoid, que tiene un papel clave en especificar el patrón anteroposterior en el embrión de *Drosophila* (figura 41), sólo existe en algunos insectos dípteros. Carroll *et al*. (2005) expresan así las razones del conservadurismo o ausencia del mismo: "La limitación de mantener la función de un gen casi siempre resulta en selección estabilizadora. La divergencia en la función de proteínas ortólogas (homologas en especies emparentadas) es posible sin embargo en casos de selección positiva a favor de una nueva función". Es la selección la que promueve conservadurismo o divergencia, no inmanentes leyes de la forma.

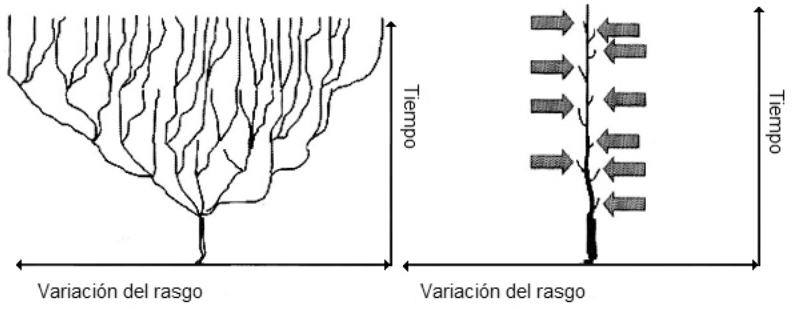


FIGURA 45. A la *izquierda*, diversificación de un carácter morfológico normal, a la *derecha*, ausencia de diversificación de un carácter homeótico básico en el desarrollo por la acción contraria constante de la selección natural.

El conservadurismo de ciertas fases del desarrollo embrionario que dio lugar a las ideas de Haeckel sobre "recapitulación" de la filogenia por la ontogenia tiene una explicación similar. Para que la evolución proceda a pasos pequeños sin trastocar procesos que funcionan, ha de pasarse por fases del desarrollo en las que las células indiferenciadas ocupan determinadas posiciones relativas que van a permitir su futuro desarrollo independiente (Raff, 1996). Estas fases son comunes a organismos de desarrollo similar. La evolución ha procedido mediante modificaciones de las posteriores fases del desarrollo de los distintos módulos celulares así creados, de uno en uno, mientras que ha mantenido inalterada la disposición inicial de estos módulos. El conservadurismo de las señales genéticas iniciadoras del desarrollo es una consecuencia del funcionamiento de la selección natural que debe contar con ventajas relativas en cada paso. Alterar inicios que funcionan no es una buena regla. Para comprobar si este conservadurismo es adaptativo habría que provocar cambios en los procesos iniciales del desarrollo y observar cómo funcionan los organismos resultantes en su medio natural, no en un laboratorio. En definitiva, el conservadurismo de las señales es una mera consecuencia de la teoría de Darwin si se entiende cómo funciona la selección natural.

8.7. La fuerza de la evolución reguladora

Lo que la selección natural sí ha modificado es el tipo de órgano inducido por una misma señal conservada. Algunos biólogos del desarrollo no aclaran lo suficiente las implicaciones evolutivas del conservadurismo de las señales inductoras. ¿Quieren realmente decir que la selección natural no ha moldeado los ojos de los artrópodos, de los cefalópodos o de los vertebrados de diferente manera? Si la selección natural fuera impotente, ¿no deberíamos esperar que se hubieran conservado los primeros ojos surgidos en los primeros animales bilaterales con ligeras modificaciones en lugar de multiplicarse los tipos de ojos radicalmente distintos? ¿No deberíamos observar un tipo básico de ojo más o menos elaborado en lugar de tipos totalmente distintos? Los ojos se han podido perder en numerosas ocasiones a lo largo de la evolución (no hay más que observar los numerosos casos de ojos vestigiales o inexistentes en mamíferos cavadores o animales de cuevas), y han surgido en distintos grupos de organismos una y otra vez y determinados por genes codificadores distintos. Las señales reguladoras han persistido de forma latente, incluso en organismos sin ojos, como variación genética críptica (Carroll *et al.*, 2005) para ser cooptadas para activar nuevos genes productores de ojos en organismos sometidos a presiones selectivas a favor de la visión. Estos genes productores de ojos han sido diferentes en distintos tipos de animales, y su acción ha sido moldeada por la selección natural, que ha utilizado las señales conservadas por eficacia y economía. Crear una cascada reguladora *de novo* es mucho más difícil que utilizar una antigua aunque inoperante. Como se ha repetido hasta la saciedad, la selección natural favorece la conservación además de la innovación. Es fácil criticar retrospectivamente a Mayr y otros biólogos de la Síntesis por no haber te-

nido en cuenta el conservadurismo de los procesos reguladores, pero ello no implica que estuvieran equivocados respecto a la importancia crucial de la selección natural para explicar cambios evolutivos. Aunque Carroll está en lo cierto cuando afirma que los distintos ojos no han sido moldeados desde cero por la selección natural porque se ha conservado el mismo mecanismo inductor, la mayor parte y la más interesante de la evolución de los distintos ojos de los animales reside en los cambios en los genes codificadores que han debido sufrir procesos de selección que han llevado a la elaboración tan distinta de los ojos de un calamar, de una mosca o de un ratón. De hecho, las similitudes entre las funciones bioquímicas de los genes homólogos en distintas especies no significan necesariamente que estos genes sean utilizados para la misma función en el desarrollo de sus organismos respectivos (Carroll *et al.*, 2005).

Carroll (2006) nos resume así la evolución de los ojos después de la tormenta provocada: "La historia de la evolución de ojos parece ahora ser una historia de evolución repetida de ojos más complejos desde simples proto-ojos. El papel de la selección natural en la evolución de ojos complejos con mejores cualidades ópticas es fácil de explicar. Desde simples inicios, se irían incorporando cambios graduales que mejorarían las propiedades funcionales de los ojos". El revuelo provocado se ha pasado y las aguas han vuelto al cauce de la selección natural. En relación a la evolución de genes constructores de extremidades en moscas y ratones, Carroll *et al.* (2005) nos aclaran que "su similitud sin embargo no significa que todas las extremidades sean homologas (derivadas de una misma estructura en el ancestro común), y de hecho no lo son. Las diversas extremidades bilaterales en los distintos filos de animales no evolucionaron directamente a partir de una extremidad del ancestro común de todos ellos. Más bien pueden ser consideradas como

productos de una nueva utilización y modificación de un circuito regulador antiguo y compartido en muchos linajes animales en el transcurso de la evolución de los animales". ¿Qué otro mecanismo ha favorecido estas modificaciones y nuevas utilizaciones de los circuitos reguladores para señalizar a genes distintos, sino la selección natural? Creo que estamos de acuerdo con Carroll en que, una vez pasada la sorpresa de los genes constructores conservados, sigue siendo necesario un mecanismo que modifique la utilización de los mismos, y ningún biólogo del desarrollo ha propuesto hasta la fecha otro distinto a la selección natural.

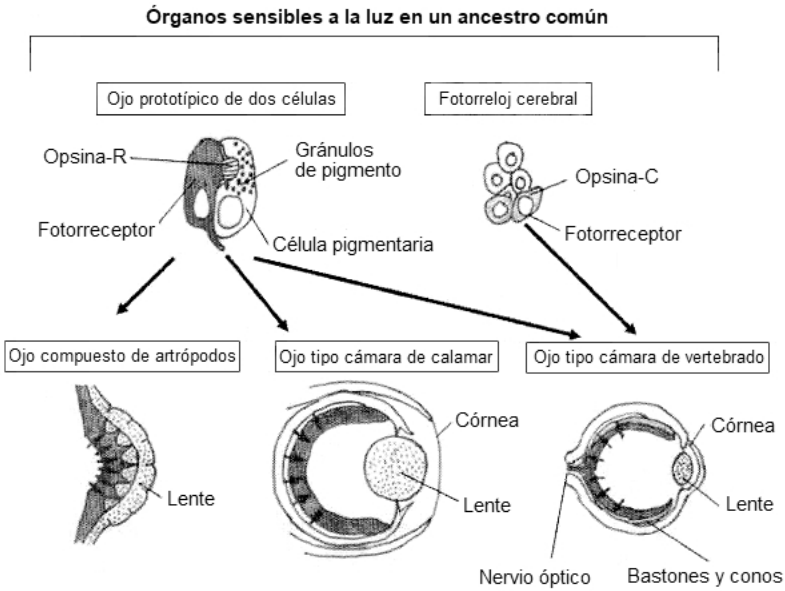


FIGURA 46. Los prototipos de ojos en los ancestros de los animales han evolucionado de diferente forma en diferentes grupos, aunque su regulación inicial por el gen *Pax-6* es la misma en todos ellos. En los vertebrados, la retina incluye células derivadas de células fotorreceptoras del cerebro que marcaban el tiempo además de las derivadas del proto-ojo ancestral, ambas con distintos tipos de pigmentos sensibles a la luz llamados opsinas, a diferencia de lo que ha ocurrido en artrópodos y moluscos, que sólo presentan las opsinas derivadas del proto-ojo bicelular ancestral. La distinta orientación respecto a la luz de las células fotorreceptoras de la retina en vertebrados e invertebrados se representa por el sentido de las flechas en los ojos. La selección natural ha favorecido la visión a partir de la simple detección de sombras, pero ha creado distintos tipos de ojos en distintos grupos de animales. La impotencia de la selección natural para crear ojos es un mito no por repetido más verídico. Fuente: Modificado de S. B. Carroll. *The Making of the Fittest*, 2006.

En resumen, para la Evo-Devo la acción de los genes puede cambiar por modificaciones en su regulación sin cambiar apenas su estructura. La estructura de muchos genes puede mantenerse inalterada a lo largo de la evolución sin que ello impida la aparición de nuevas formas. Las proteínas apenas cambian, pero la acción reguladora de algunas de ellas cambia por mutaciones en la parte reguladora, no codificadora del genoma, a la que

se asocian las proteínas reguladoras. Por tanto, la forma de los animales no evolucionaría tanto por evolución gradual de los genes codificadores de proteínas, como creían los promotores de la Síntesis, sino por cambios en los interruptores genéticos de los genes constructores, lo que determina que dejan de responder a determinadas proteínas o responden a otras nuevas. Ello determina que los genes constructores se activan o reprimen en momentos o lugares distintos en el transcurso del desarrollo, lo que hace cambiar la forma de modo más o menos gradual. Gradual, porque puede cambiar por mutación sólo uno de los múltiples interruptores que afecta a un gen constructor lo que determina cambios localmente circunscritos en el embrión. Gradual, porque las modificaciones promovidas por cambios en la regulación de un gen constructor, pueden verse parcialmente compensadas por circuitos de regulación génica alternativos o redundantes. Gradual, porque como veremos más adelante, existen procesos ancestrales para acomodar cambios al resto del organismo y así garantizar su viabilidad. Pero no gradual en el sentido de la Síntesis, que postulaba pequeños cambios en los genes para alterar gradualmente la estructura de las proteínas. El gradualismo afecta sobre todo a los cambios en los interruptores genéticos, en el ADN regulador, en el cuándo y dónde de la acción génica.

8.8. La evolución codificadora también existe

Sin embargo, no está tan claro que el papel evolutivo (adaptación y especiación) de cambios en la parte reguladora del genoma sea mucho mayor que el de las clásicas mutaciones en genes codificadores de proteínas, como aseguran los practicantes de la Evo-Devo. Los genetistas de poblaciones Hoekstra y Coyne (2007) critican el aserto de la Evo-Devo de que sólo la evolu-

ción reguladora permite evitar los efectos devastadores para el fenotipo de cambios en genes pleiotrópicos. Este aserto es la base del supuesto de que, probablemente, cambios en regiones reguladoras del genoma han sido más importantes que los cambios en genes codificadores. Mecanismos alternativos como la duplicación de genes permiten cambiar la función de una proteína por mutación de una copia, mientras se conserva la antigua función pleiotrópica determinada por la otra copia. Hoekstra y Coyne (2007) revisan los datos existentes sobre la base genética de la adaptación. Encuentran numerosos estudios que han identificado mutaciones estructurales en genes codificadores y han verificado funcionalmente su contribución a la adaptación y a la especiación. La evidencia que encuentran para mutaciones en regiones reguladoras del genoma es bastante más escasa y se refiere sobre todo a pérdida de rasgos, más que adquisición. También discrepan con Carroll sobre la posible diferencia en sustrato evolutivo para rasgos morfológicos (regiones reguladoras) y fisiológicos (regiones codificadoras). Carroll plantea que la morfología puede evolucionar por cambios en regulación génica, pero no postula lo mismo para la fisiología, obviamente más relacionada con funciones metabólicas de las proteínas (véase capítulo 14 para ejemplos descritos por Carroll de evolución en genes codificadores). Para Coyne y Hoekstra, la diferencia estriba en que sabemos mucho menos sobre los cambios genéticos que afectan a la forma que sobre aquéllos que determinan la fisiología, por lo que se puede especular más libremente sobre los primeros. Concluyen afirmando "que lo que podemos decir es que las adaptaciones tanto en forma como en fisiología probablemente se basen en una mezcla de cambios estructurales y regulatorios, y que los cambios estructurales no sean probablemente despreciables". Aunque el papel evolutivo relativo de cambios en las partes reguladoras y codificadoras del genoma todavía no está claro por escasez de in-

formación, ambos tipos de cambios conducen a adaptaciones por selección natural. Los mecanismos de la Síntesis continúan, pues, vigentes.

8.9. La facilitación de la variación fenotípica gradual

La segunda teoría recientemente planteada por practicantes de la Evo-Devo está muy relacionada con la de la evolución reguladora de Carroll, pero propone la existencia de procesos o propiedades biológicas clave adicionales a la regulación génica que han permitido ampliar las posibilidades de aparición de variación fenotípica no letal sobre la que puede actuar la selección natural. Esta teoría propuesta por los biólogos del desarrollo Marc Kirschner y John Gerhart en una obra muy importante en el estudio moderno de la evolución, *The Plausibility of Life* (2005), se basa en que existen determinadas propiedades del funcionamiento de las células que facilitan la aparición de variantes fenotípicas funcionales que resuelven el dilema de Darwin sobre la evolución de órganos complejos basados en el funcionamiento de muchísimos genes. Esta teoría sobre la variación facilitada se basa en resultados recientes sobre el funcionamiento de la regulación génica, la modularidad de su funcionamiento y la exploración celular de posibilidades de desarrollo en organismos pluricelulares. Dada la importancia de estos aspectos para reafirmar la teoría de Darwin, vamos a describir en detalle estos procesos clave.

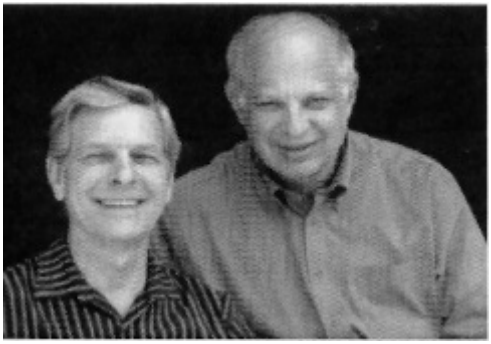


FIGURA 47. Marc Kirschner (*a la derecha*) y John Gerhart, dos biólogos del desarrollo que han planteado que ciertos procesos clave conservados durante la evolución facilitan el cambio fenotípico en organismos complejos. Su teoría sobre variación facilitada elimina todas las tediosas disquisiciones sobre imposibilidades e improbabilidades. Fuente: Marc W. Kirschner y John C. Gerhart. *The plausibility of Life*, 2005 [Fotografía de C. Marseille].

8.10. Variación facilitada 1: ligazón débil entre moléculas

La primera propiedad clave que facilita el cambio evolutivo es lo que Kirschner y Gerhart llaman *ligazón débil* (del inglés *weak linkage*) en la regulación génica. Los factores de transcripción (proteínas, hormonas, etc.) no instruyen ni prescriben nada en los procesos del desarrollo, sino que son permisivas en cuanto a su función. No crean la respuesta de los genes codificadores de proteínas, sino que activan o reprimen su funcionamiento. La represión y activación de complejos procesos ofrecen numerosas oportunidades para la adaptación somática y para generar variación fenotípica no letal, que puede ser favorecida por la selección. La respuesta misma puede ser extraordinariamente compleja e involucrar a muchos tipos celulares y conductas celulares sofisticadas, pero si es inducida por una señal sencilla, puede ser modificada en intensidad y trasladada en el tiempo y el espacio sólo con segregar un inhibidor o activa-

dor en una parte o momento diferente. Los procesos celulares complejos no necesitan ser continuamente reelaborados por la selección natural (lo cual llevaría a cambios letales en el fenotipo), sino sólo combinados de diferente manera y modificados en cuanto a su expresión temporal y espacial mediante sencillos cambios en la función de señales reguladoras.

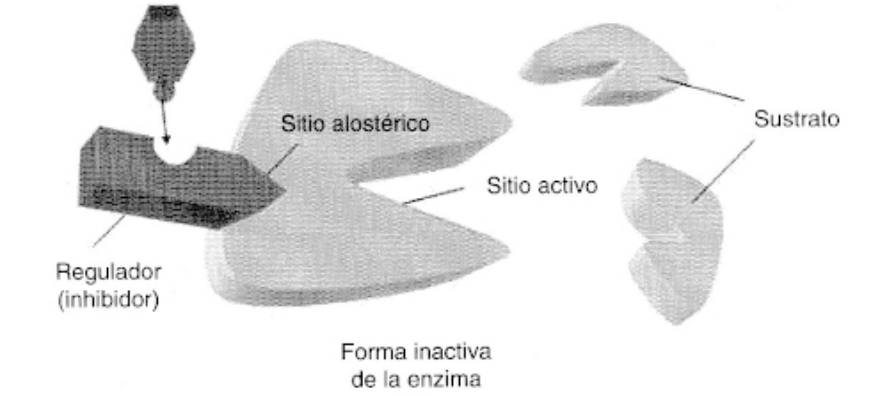


FIGURA 48. Las enzimas tienen posiciones reguladoras (alostéricas) y activas en su estructura, como planteó Jacques Monod. Se puede cambiar la parte reguladora sin modificar la acción enzimática sobre el sustrato. También se puede modificar la estructura de la molécula reguladora que inhibe o activa a la enzima al acoplarse a ella y hacerla cambiar de forma. La misma acción enzimática puede actuar o no en diferentes contextos celulares. Kirschner y Gerhart denominan a la enorme plasticidad de la acción enzimática frente al cambio molecular *ligazón débil*.

Las propiedades modulares de las proteínas con partes diferenciadas reguladoras y funcionales o enzimáticas han permitido la evolución de la señalización permisiva o ligazón débil. Se puede modificar una parte de la proteína sin cambiar otra, y se pueden combinar numerosas funciones en una misma molécula permitiendo infinitas combinaciones de señales, como bien apuntó Jacques Monod al proponer su modelo alostérico. Existen numerosas respuestas celulares complejas, y las señales reguladoras debidas a factores de transcripción no hacen sino seleccionar unas y no otras mediante activación y selección. Como veremos en el capítulo 16, es una evidencia más a favor de

la aplicación a muchísimos procesos naturales de la idea básica de Darwin sobre variación y selección, en contra de la instrucción directa por el ambiente propugnada por Lamarck[2]. En relación con la idea sobre la importancia evolutiva de la ligazón débil, se puede especular que, probablemente, en los inicios de la evolución de organismos pluricelulares, se produjeron muchos experimentos con ligazón fuerte, es decir, que los genes de unas células determinaban directamente procesos metabólicos en otras células en lugar de simplemente bloquear o activar procesos programados. Probablemente estos experimentos fracasaron en un entorno competitivo (por selección natural) debido a la ineficacia de estos sistemas de señalización instructiva. Kirschner y Gerhart reconocen el papel de la selección en el mantenimiento de las propiedades básicas de los sistemas reguladores: "La selección continua a favor de la retención de ligazón débil facilita la generación de variación fenotípica y permite la selección de nuevas funciones y nuevas conexiones reguladoras".

La ventaja selectiva de la ligazón débil estriba en que permite la plasticidad fenotípica o adaptabilidad fisiológica (véase capítulo 9). Sin ligazón débil, los fenotipos estarían constreñidos y no podrían responder a cambios ambientales. La ligazón débil se puede aplicar también al funcionamiento enzimático de las proteínas, es decir, a su activación de las reacciones metabólicas que hacen posible la vida. El lugar activo de las enzimas, que es donde se produce la reacción metabólica catalizada por la proteína en cuestión, no es altamente específico, como pensaban inicialmente los bioquímicos, sino que puede acoplar distintas moléculas. La especificidad en cuanto al sustrato de la reacción catabolizada viene en muchas ocasiones determinada por otro lugar de la misma proteína que atrae al sustrato y lo coloca junto al lugar activo enzimático. Este control, por proximidad, permite cambiar el sustrato de una enzima sin cambiar

el lugar activo enzimático, sólo el lugar alostérico, que es, en muchos casos, una secuencia corta de aminoácidos y puede surgir en proteínas por pequeños cambios genéticos. Aquí también la ligazón débil entre sustrato y enzima facilita la evolución por selección natural de pequeños cambios en el funcionamiento de una enzima.

Kirschner y Gerhart no son tan defensores de las implicaciones evolutivas de la conservación de señales como Carroll. Para ellos, la ligazón débil implica que hay continuos cambios en los procesos reguladores de la transcripción génica, lo que ha llevado a que se encuentren entre los más diversificados. Incluso procesos del desarrollo aparentemente invariables esconden continuos cambios en las secuencias reguladoras de ADN. El lugar y momento de expresión de determinados genes del desarrollo son a menudo los mismos en especies de morfología similar, pero las secuencias de ADN en sus regiones reguladoras varían mucho. Bajo fuerte selección estabilizadora, las funciones del desarrollo se mantienen, pero las secuencias reguladoras pueden cambiar dada su ligazón débil con los procesos que inducen. De hecho, Carroll *et al*. (2005) citan varios ejemplos en los que similares fenotipos adaptativos en organismos emparentados son determinados por distintos elementos reguladores. Estos ejemplos no son tan apreciados por los partidarios de las restricciones del desarrollo como los ojos o extremidades, pero implican que la selección puede trabajar sobre distintos procesos reguladores para llevar a una misma adaptación (un ejemplo de convergencia adaptativa de la acción génica, capítulo 14). Kirschner y Gerhart no se andan por las ramas en cuanto al papel de la selección: "Por supuesto, si las condiciones de selección cambian, un cambio rápido en las secuencias reguladoras podría, presumiblemente, generar un nuevo lugar y momento de expresión del gen, un nuevo fenotipo". Hay que

matizar que sería un nuevo fenotipo viable, es decir, ligeramente distinto al ancestro.

Kirschner y Gerhart se preguntan por qué los organismos no construyen circuitos sencillos de alta fidelidad en lugar de circuitos complicadísimos basados en la acumulación de subcircuitos de baja fidelidad. La respuesta reside en la ligazón débil, que permite a los circuitos ser usados repetidas veces para distintos fines. Por tanto, deben ser modificados ligeramente para interactuar con una variedad de procesos y para funcionar en diferentes ambientes y tipos de células. Para que los circuitos de baja fidelidad funcionen tiene que haber redundancia en el sistema, de manera que un fallo en un circuito regulador no lleve a fenotipos inviables. Gran parte del escepticismo sobre la capacidad para generar cambios fenotípicos por mutaciones al azar y recombinación genética surge del supuesto de que los cambios genéticos deben crear simultáneamente cambios específicos, múltiples y complejos en diferentes partes del organismo. Según Kirschner y Gerhart, la especificidad y complejidad están ya determinadas por los procesos conservados. Sólo son necesarias pequeñas mutaciones que alteren procesos reguladores versátiles para que los fenotipos experimenten pequeños cambios graduales no letales. Evo-Devo viene de nuevo a apoyar el gradualismo de Darwin y a resaltar la maleabilidad del fenotipo por la selección.

8.11. Variación facilitada 2: procesos exploratorios celulares

La segunda propiedad clave de la fisiología en la que se basa la teoría de la variación facilitada es la exploración. En lugar de tener que desarrollar nuevas herramientas para nuevos retos ambientales, los procesos exploratorios permiten probar numerosas herramientas y seleccionar la más apropiada. Todos

estos mecanismos comparten la propiedad de generar variación totalmente al azar y nada constreñida, seguida por una selección funcional entre los diversos estados. Estos procesos son ejemplos en el campo de la fisiología del principio aparentemente universal de que funciona mejor la selección entre alternativas surgidas al azar que la instrucción directa por el ambiente (véase capítulo 16).

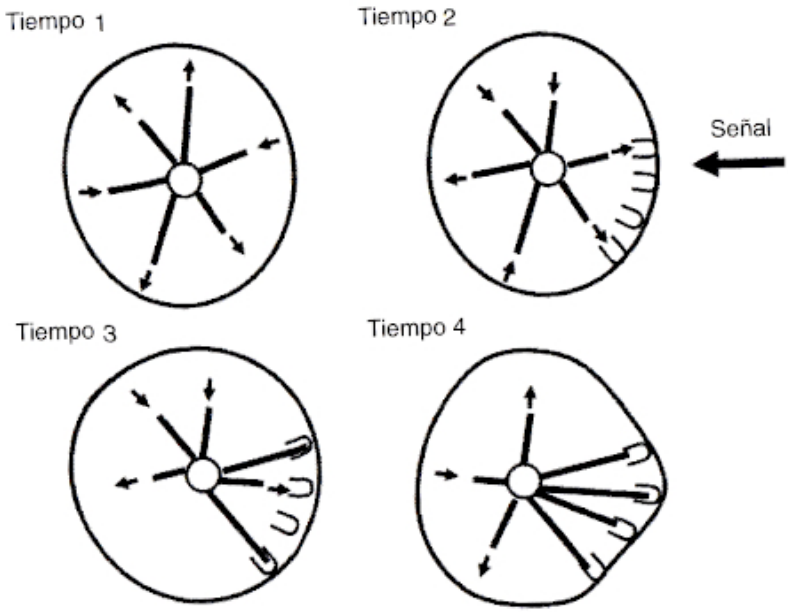


FIGURA 49. Los filamentos del citoesqueleto determinan la forma celular al crecer en todas direcciones y al estabilizarse sólo aquéllos que reciben señales apropiadas del entorno. El genoma no necesita especificar el citoesqueleto con todo detalle, sólo los patrones de crecimiento de los filamentos. Fuente: Modificado de Marc W. Kirschner y John Gerhart. *The plausibility of life*, 2005.

Kirschner y Gerhart citan varios ejemplos de estos procesos. Uno es el del funcionamiento del citoesqueleto, es decir, el conjunto de filamentos que dan forma a los distintos tipos de células. El citoesqueleto es muy plástico y responde a estímulos externos y a señales internas de la propia célula. Estudios bioquímicos han mostrado que uno de los principales componentes

del mismo se organiza por un mecanismo tipo prueba y error. Ello implica la generación continua de filamentos orientados al azar, seguida de la estabilización selectiva de aquellos filamentos que refuerzan la forma de la célula compatible con su función. Esta conducta exploratoria de los filamentos ofrece a las células una capacidad casi ilimitada de variación en su organización anatómica y una amplia capacidad de respuesta de dicha organización a cambios ambientales. Si las señales externas cambian, el fenotipo celular puede adaptarse de inmediato. Si se producen alteraciones en otros procesos, el citoesqueleto dinámico puede adaptarse y producir fenotipos viables sin ningún cambio en su determinación genética.

Otro ejemplo de conducta exploratoria lo tenemos en el desarrollo de las neuronas. La pregunta que surge después de la conclusión del proyecto Genoma Humano es cómo pueden 22.000 genes codificar a millones de células nerviosas y de conexiones sinápticas (véase también capítulo 15). ¿Dónde se codifica tanta complejidad en el genoma? La respuesta está en que el sistema nervioso se construye a sí mismo con unas pocas reglas operativas, que son las que hay que codificar genéticamente. Las neuronas proliferan en varias direcciones con el denominado cono de crecimiento, y se autoeliminan si no encuentran células diana adecuadas. Estas células son las que producen un llamado factor de supervivencia, que permite a las neuronas evitar la autodestrucción programada. Dado que existen cantidades limitadas de este factor incluso en las regiones apropiadas, habrá competencia por el mismo y selección entre neuronas. Nos encontramos con un nuevo símil de la selección natural entre organismos, símiles que abundan en el libro de Kirschner y Gerhart. Esta conducta exploratoria neuronal facilita la evolución de nuevas morfologías al asociar cambios en la anatomía de estructuras con cambios en la inervación de las

mismas sin necesidad de que se modifique la regulación de esta última.

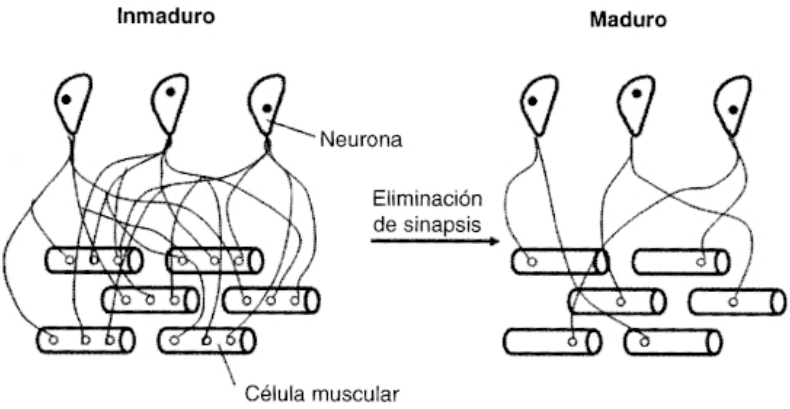


FIGURA 50. Durante el desarrollo de un embrión de vertebrado, cada neurona de la médula espinal extiende inicialmente varios axones hasta las células musculares. Varios axones por neurona contactan con cada célula muscular (*izquierda*). Con el paso del tiempo, los axones en exceso son eliminados hasta que cada célula muscular está en contacto con un único axón (*derecha*). Los axones son preservados en función de la eficacia funcional de los contactos, un proceso análogo a la selección natural. Fuente: Modificado de Marc W. Kirschner y John Gerhart, *The plausability of life*, 2005.

Algo similar ocurre con la aparición de vasos sanguíneos durante el desarrollo, durante la reparación de heridas y en el desarrollo de la placenta y el útero durante el embarazo. Aunque los principales vasos están determinados en cuanto a forma y localización, los vasos menores se forman por un proceso de crecimiento irregular hacia células que segregan un factor de crecimiento endotelial. Los tejidos segregan este factor en función de sus necesidades de oxígeno. Por este proceso de retroalimentación funcional se forman la mayor parte de los vasos que aseguran un suministro adecuado de oxígeno a todas las células. Aunque las trayectorias de crecimiento no son totalmente aleatorias, son paseos al azar sesgados en la dirección correcta por el crecimiento hacia fuentes del factor de crecimiento. Se pueden formar nuevos vasos en cualquier momento

y ante cualquier nueva necesidad. No son necesarias señales ni procesos distintos para el desarrollo de los vasos en el embrión o ante nuevas necesidades del organismo adulto. Parece ser, además, que el trazado básico de los vasos sanguíneos sigue al del sistema nervioso (Carmeliet y Tessier-Lavigne, 2005).

Las células precursoras de los músculos en vertebrados también migran desde lugares cercanos a la columna hacia los apéndices más próximos. Allí se asocian con los huesos y el cartílago independientemente de la conformación que encuentren. Se trata de un proceso exploratorio en el que se adaptan a una amplia variedad de anatomías óseas. El cerebro crea mapas de entradas de nervios sensoriales cuando éstos migran hacia los apéndices u órganos. Todos estos procesos de adaptabilidad somática nos enseñan que es muy fácil imaginar cómo un cambio por mutación en la estructura ósea de una extremidad de un vertebrado puede resultar en un fenotipo viable sin necesidad de ningún cambio adicional en otros aspectos del funcionamiento del organismo. La innovación morfológica puede ser lo suficientemente importante como para traspasar el umbral de una nueva función en el órgano o estructura sin ser deletérea. La evolución de los apéndices demuestra que pueden surgir nuevas funciones rápidamente en el transcurso de las generaciones, pero la selección sólo podrá actuar eficazmente si se producen cambios con efectos en la aptitud en cada generación. Cambios con efectos detectables requieren cambios simultáneos en varios sistemas, lo cual implica una bajísima probabilidad de que ocurran. Éste era el dilema de Darwin para los órganos de extrema perfección. Según la teoría de la variación facilitada, los procesos exploratorios rebajan el nivel de requerimientos postulado para explicar la evolución de una nueva estructura u órgano. No es necesario que en la evolución de una nueva estructura todos los cambios genéticos que afectan a la inervación, irrigación, musculatura, etc. encajen como se

plantean los partidarios del diseño inteligente. La adaptabilidad de los procesos exploratorios está siendo favorecida continuamente por la selección natural al permitir el funcionamiento de los organismos, y es esta misma adaptabilidad la que sustenta el cambio evolutivo rápido ante una nueva presión selectiva. La conclusión es la producción de fenotipos viables entre los que operará la selección (los monstruos no son viables).

8.12. Variación facilitada 3: compartimentación de la acción génica

El tercer pilar de la teoría de la variación facilitada está muy relacionado con las ideas de Carroll, y se basa en la compartimentación o modularidad de la acción de los genes reguladores durante el desarrollo. Las células del embrión poseen inicialmente una amplia gama de posibilidades de diferenciación (variación), y son las señales moleculares recibidas durante un período crítico las que determinan su suerte definitiva como células nerviosas, musculares, sanguíneas, etc. (selección). La interpretación de las señales depende de la posición de la célula en el embrión, o mejor dicho, del compartimento que ocupan. El desarrollo parece consistir en establecer compartimentos cada vez menores dentro de otros mayores y diferenciar la actividad génica entre ellos.

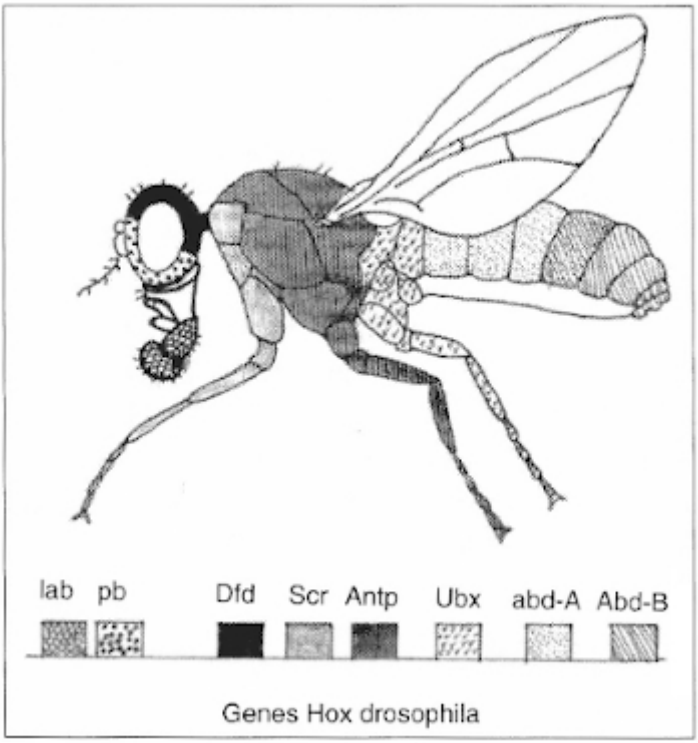


FIGURA 51. La compartimentación en la acción de los genes constructores, en este caso de una mosca, permiten cambios en una parte sin alterar el resto. Ésta es una de las bases del nuevo gradualismo revelado por la Evo-Devo. En la imagen, los 8 genes *Hox* que regulan la identidad de las regiones de una mosca *Drosophila* adulta. Los segmentos y estructuras afectadas por mutaciones en los distintos genes se denotan con la misma trama que éstos (*símbolos inferiores*). Fuente: Modificado de Carroll *et al., From DNA to Diversity. Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*, 2005.

Así, los diferentes genes *Hox* son activados en diferentes compartimentos del embrión de cualquier animal bilateral y determinan el tipo de células que se van a desarrollar en cada compartimento a partir de la ligazón débil con muchos otros genes. Los compartimentos sucesivos se van diferenciando de acuerdo con la cantidad de señal recibida desde compartimentos próximos. La diferenciación inicial de los primeros compartimentos se debe a sustancias depositadas por la madre en el

huevo. El embrión posee así una anatomía invisible, un auténtico mapa de transcripción diferencial de genes que puede ser visualizado por modernas técnicas de tinción y que lo compartimenta en sectores que se solapan o no, y que se multiplican a lo largo de los ejes anteroposterior y dorsoventral. Esta compartimentación está muy conservada evolutivamente en animales bilaterales y se muestra durante el período intermedio del desarrollo, la llamada fase filotípica, es decir, cuando los embriones del mismo filo se parecen más entre sí. Estos mapas permiten actualmente establecer la filogenia sin recurrir a argumentos circulares (tradicionalmente se define a los filos como diseños anatómicos diferentes, y la filogenia se establece por parecido anatómico, véase capítulo 7). Pero ¿significa esta conservación de los mapas que el desarrollo constriñe las vías evolutivas disponibles, como argumentaría Gould con sus *Baupläne*? Kirschner y Gerhart argumentan todo lo contrario.

Para ellos los compartimentos del plan de construcción son muy flexibles. Cualquier tipo de desarrollo es posible dentro de cada compartimento, sin ninguna constricción. Los genes constructores activados en cada compartimento pueden ser usados en diferentes combinaciones, cantidades y momentos. Los compartimentos pueden crecer o disminuir en tamaño, independientemente unos de otros. La compartimentación o modularidad, al subdividir al animal en dominios más pequeños e independientes, permite que la evolución de estructuras en cada uno pueda ser desconectada de la evolución de estructuras en otros dominios. Ello mitiga los problemas de la pleiotropía (que Carroll veía como una ventaja), que puede llevar a cambios letales por modificación de uno sólo de los múltiples efectos de un gen. Al compartimentar los efectos de un mismo gen, se pueden regular de diferente modo sus efectos y reducir los efectos deletéreos allí donde se expresen. La compartimentación es en sí misma un producto de la selección natural. Como

Kirschner y Gerhart explican muy bien: "Debemos considerar el plan de compartimentación como mantenido en la evolución por selección, ya que su colección de genes selectores (otro término para genes constructores) divide al embrión en un mapa complejo pero estable. Al mismo tiempo, pocas limitaciones, si es que existe alguna, se imponen a los tipos de procesos que se producen dentro de cada compartimento, permitiéndoles operar en paralelo". Para ellos, la conservación del mapa ha sido seleccionada porque desconstriñe o libera la aparición de cambios evolutivos dentro de cada compartimento. Éste es un argumento de selección de especies (sólo especies con mapas compartimentados prosperan, capítulo 5), pero puede convertirse en un argumento de selección individual si los embriones no compartimentados son menos viables. En la evolución inicial de los animales, cualquier tendencia a la compartimentación de la acción génica pudo ser favorecida al resultar en fenotipos más eficaces. Las ventajas posteriores en facilitación de la evolución de nuevas formas, expresada como éxito diferencial de clados, serían una consecuencia del establecimiento inicial de la compartimentación génica por pura selección individual.

El desarrollo es una fuente de posibilidades, no, como proponía Gould, de limitaciones. Pero además, las fases iniciales del desarrollo antes de la fase filotípica también permiten una enorme flexibilidad evolutiva. En las moscas *Drosophila* solamente tres agentes inductores en el huevo activan todo el plan espacialmente complejo de compartimentación. Modelos de ordenador sobre el funcionamiento de los circuitos reguladores necesarios para establecer el mapa, sugieren que sólo determinados circuitos funcionan, pero que son muy flexibles en cuanto a las condiciones necesarias para que arranquen. Así pues, el mapa filotípico es conservado porque la selección natural, operando sobre todos los rasgos que dependen del mismo para su desarrollo en cada generación, lo mantiene inalterado.

Para resumir la teoría de la variación facilitada, Kirschner y Gerhart proponen que "la robustez del plan compartimentado y sus conexiones de ligazón débil con los procesos conservados clave del desarrollo son la llave de la facilitación de variación en su entorno. Sin ligazón reguladora débil, la diferenciación en varios compartimentos no sería tan diversa como es. Sin compartimentos, toda la flexibilidad de la ligazón débil sería combatida por la pleiotropía, por la que las interferencias de cambio beneficioso en una región causarían cambio deletéreo en otra. Sin compartimentos, los procesos exploratorios se verían limitados por la falta de diversidad anatómica. Pero sin procesos exploratorios, la diversidad estaría constreñida a las células propias de cada compartimento".

8.13. Los embriones también tienen aptitud

En este contexto hay que mencionar el aserto de Mayr (2001) de que la selección no sólo afecta al fenotipo adulto, sino que opera continuamente sobre el huevo, el embrión o la larva. La selección se basa en reproducción diferencial de fenotipos, y fenotipos que producen huevos, embriones o larvas menos viables en su ambiente se verán penalizados. La evolución del huevo cleidoico permitió a los primeros reptiles independizarse del agua hace 300 millones de años. Las ventajas selectivas de huevos capaces de sobrevivir lejos del agua son obvias en ambientes áridos. La flexibilidad del desarrollo inicial del huevo ha permitido la innovación evolutiva en el fenotipo inicial del embrión. Es decir, la selección natural opera sobre todas las etapas de la vida de los organismos, no sólo basada en la viabilidad y capacidad reproductora del fenotipo adulto, sino también en la viabilidad de los huevos, embriones o larvas en su ambiente. Los mutantes homeóticos no se observan apenas en la

naturaleza (aunque sí frecuentemente en los laboratorios de Evo-Devo), pero tampoco se observan apenas embriones con graves alteraciones de sus circuitos reguladores, porque son abortados al inicio del desarrollo (los monstruos que nacen son menos frecuentes que los monstruos potenciales que desaparecen sin rastro antes de que los podamos observar).

Esta selección de embriones también es selección natural, y hace conceptualmente imposible hablar de constricciones evolutivas independientes de la selección. Las constricciones son un producto de la selección que favorece embriones viables. Imaginemos una mutación que altera un circuito regulador esencial en el desarrollo de un ratón. No sólo el fenotipo adulto será inviable en muchos casos, sino que el propio embrión perecerá antes de concluir su desarrollo en el útero materno, en algunos casos por competencia con sus hermanos de camada por los recursos que la madre suministra a través de la placenta. En otros casos son las propias madres las que abortan embriones malformados. En este caso la competencia es con los futuros descendientes de la madre, que sacrifica al embrión malformado debido a su baja capacidad de supervivencia y así reserva recursos para descendientes futuros con mayores aptitudes. ¿Cuántos embriones son abortados en la naturaleza antes de poder ser estudiados? Probablemente incontables. Tratar a los embriones como si no tuvieran aptitud propia (esto es, hablar de constricciones del desarrollo) es un manifiesto sobre nuestra ignorancia sobre la selección natural que opera sobre los embriones, no sólo sobre su futuro fenotipo adulto, sino también con respecto a su capacidad de supervivencia como embrión.

8.14. El nuevo gradualismo de la Evo-Devo

Las teorías de la variación facilitada de Kirschner y Gerhart y de la evolución reguladora de Carroll constituyen distintas versiones de las implicaciones de los nuevos conocimientos sobre el desarrollo y las funciones celulares para la teoría evolutiva. Sabiendo cómo funcionan los organismos, muchos problemas del darwinismo se esfuman. El gradualismo de Darwin no se basa sólo en las pequeñas mutaciones en genes codificadores, como creían los artífices de la Síntesis, cuyos efectos se acumulaban al socaire de la selección, sino sobre todo en pequeños ajustes en las partes reguladoras del genoma que determinan cambios en el fenotipo cuya viabilidad queda asegurada por la variación facilitada. Estos nuevos fenotipos viables, y no los monstruos homeóticos, son los que experimentan selección natural. Evo-Devo representa una contribución crucial al nuevo darwinismo, en que el gradualismo permanece, pero basado en mecanismos en parte diferentes a los que postulaban los genetistas de la Síntesis. En realidad, ha ofrecido un nuevo soporte científico al gradualismo darwinista al explicar cómo se producen nuevos fenotipos viables sobre los que pueda operar la selección natural. La nueva Síntesis del siglo XXI debe incorporar estos datos para edificar una estructura robusta donde el papel de la selección natural será fundamental. La pretensión de que hay algún mecanismo oculto en los procesos del desarrollo y del funcionamiento celular distinto a la selección, no se sostiene a la luz de la Evo-Devo. La teoría de Darwin sale una vez más reforzada de su confrontación con los datos. La búsqueda de un nuevo Darwin parece innecesaria.

9

EFECTOS DEL AMBIENTE SIN LAMARCKISMO: LA PLASTICIDAD DE LOS FENOTIPOS SOMETIDOS A SELECCIÓN

> Aunque toda variación está directa o indirectamente causada por algún cambio en las condiciones ambientales, no debemos olvidar que la naturaleza de la organización [*genoma*] sobre la que se actúa es de lejos el más importante factor para el resultado. Lo vemos en diferentes organismos [*especies*], que, cuando se encuentran en condiciones similares, varían de diferente manera, mientras que organismos bajo condiciones diferentes a menudo varían casi de la misma manera… Las condiciones [*ambiente*] determinarán que los individuos de la misma especie varíen del mismo modo, o de diferente manera de acuerdo con ligeras diferencias en su constitución [*genes*]… Toda la organización se vuelve ligeramente plástica. (Charles Darwin, 1868)

9.1. La plasticidad del fenotipo y la respuesta a cambios ambientales

Imaginemos súbitos cambios ambientales como los que probablemente ocurrieron durante algunos de los cambios climáticos que originaron procesos de extinción. ¿Cuánta variación genética adecuada para el desarrollo de múltiples órganos y estructuras debe estar presente en los organismos para permitir la adaptación a dichos cambios? Sin llegar a estos extremos, ¿cuánto tiempo tardarán en aparecer las necesarias mutaciones genéticas compatibles entre sí que permitan la adaptación a nuevas condiciones ambientales? ¿Y en cuántos individuos de una población? ¿Aparecerán las variantes genéticas en suficientes individuos para permitir la perpetuación rápida de las mismas? Darwin (1868), como se deduce de la cita introductoria, vislumbró en sus estudios sobre variación en animales y plantas domesticadas que los organismos parecían responder a cambios rápidos en las condiciones ambientales adaptándose, y que estas adaptaciones, de alguna manera, eran transmitidas a sucesivas generaciones. Igual que Lamarck previamente, pero

con un modelo distinto, Darwin ideó una forma de transmitir la adaptabilidad somática al material hereditario mediante su teoría de la pangénesis (pequeñas partículas hereditarias residentes en cada órgano o estructura podían circular por todo el organismo y transmitir los cambios inducidos por el ambiente a las células reproductoras).

FIGURA 52. El gran biólogo August Weismann (1834-1914) descartó el lamarckismo al postular la separación inicial entre el soma y la línea germinal. Fue un adelantado a su tiempo en defender la acción de la selección natural y plantear numerosas cuestiones vitales en biología evolutiva, como la evolución del sexo.

El contemporáneo de Darwin, August Weismann, desmontó esta posibilidad al negar el contacto entre las células somáticas y las células reproductoras o germoplasma, algo que ha sido confirmado por la biología del siglo XX. Los caracteres adquiridos por adaptación de las células somáticas no podían por tanto transmitirse entre generaciones, en contra de la base de la teoría de Lamarck y la hipótesis de Darwin sobre la pangénesis.

La barrera de Weismann dejaba sin resolver el problema de cómo explicar la observación de que ciertos fenotipos modificados por el ambiente eran sometidos a selección y se transmitían entre generaciones. Darwin (1868) utilizó una hipótesis incorrecta para explicar observaciones reales y pasadas posteriormente por alto por la Síntesis, y se adelantó a muchos biólogos evolucionistas del siglo xx al considerar la importancia evolutiva de la plasticidad fenotípica. Cuando Darwin se refería a herencia ligada al sexo o a las condiciones de vida, estaba en realidad tratando la expresión de caracteres y no su transmisión, y cuando se refería a "acción directa de las condiciones de vida" o a "uso y desuso" no estaba tratando la herencia lamarckista, sino lo que ahora se llama *plasticidad fenotípica*. El problema de cómo explicar las aparentes consecuencias evolutivas de cambios fenotípicos inducidos por el ambiente, que redefiniríamos ahora como la cuestión de la relevancia evolutiva de la plasticidad fenotípica, ha inducido varias propuestas a lo largo del último siglo.

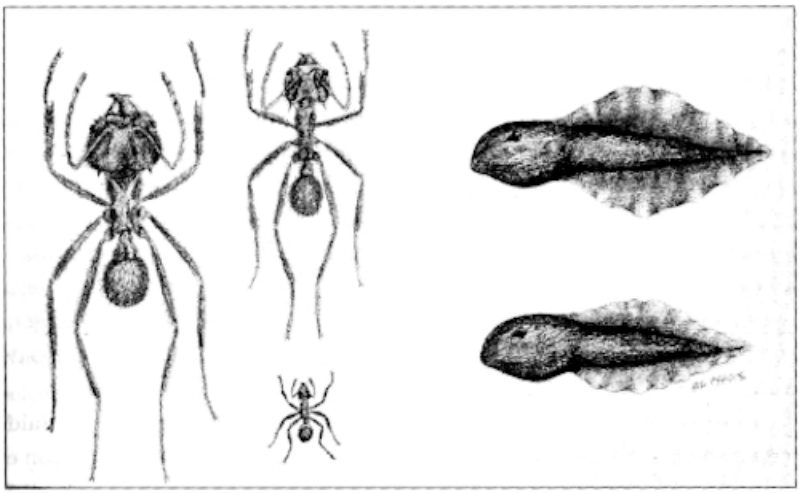


FIGURA 53. La pregunta que ya se hacía Darwin era cómo explicar la enorme variación en fenotipos dentro de una población en función del ambiente en el que se desarrollan. Renacuajos de ciertas especies desarrollan más o menos la aleta caudal en función de la presencia o ausencia de depredadores en la charca donde se encuentran (*derecha*), mientras que diferencias en alimentación inducen marcadas diferencias en el fenotipo de hormigas de una misma colonia (*izquierda*).

9.2. El papel evolutivo de la plasticidad fenotípica: propuestas iniciales

El psicólogo experimental James Mark Baldwin (1902) propuso una teoría para explicar cómo la adaptabilidad somática podía facilitar cambios evolutivos sin necesidad de herencia de caracteres adquiridos, que ha sido bautizada posteriormente como *efecto Baldwin*. Según Baldwin, los organismos mostraban rasgos flexibles o aprendidos que respondían a la variación ambiental de forma adecuada. Si el ambiente variaba en cierta dirección, los individuos que por su adaptabilidad fenotípica pudieran soportar dicho cambio, podían al mismo tiempo legar a sus descendientes cualquier propensión genética de resistencia al cambio que pudieran poseer. La variación genética existente seguiría a la dirección del cambio, favorecida por la adaptabili-

dad del fenotipo. La selección natural sería ayudada por la capacidad de respuesta al ambiente o plasticidad fenotípica. La plasticidad se mantendría al estar determinada genéticamente y ser favorecida constantemente por selección natural. La adaptación a nuevas condiciones se vería favorecida por el efecto Baldwin, al no precisar de nueva variación genética para responder al cambio ambiental, y al permitir a un gran número de individuos sobrevivir al mismo gracias a su adaptabilidad somática.

El genetista ruso Ivan Schmalhausen expandió la propuesta de Baldwin en su obra *Factors of Evolution* (1949). Schmalhausen comenzó con el concepto de la "norma de reacción" de un organismo, es decir, el espectro de fenotipos expresado por un mismo genotipo a lo largo de un gradiente de condiciones ambientales (por ejemplo de temperatura, humedad, hacinamiento, etcétera). La norma de reacción tiene componentes de adaptabilidad somática como los postulados por Baldwin, pero también respuestas no adaptativas, a las que llamó morfosis. Por ejemplo en moscas *Drosophila* sometidas a estrés térmico crecen desmesuradamente los ojos, lo que no evita el calentamiento pero favorece moverse en condiciones de poca luminosidad, un estrés no relacionado con el térmico. Tanto para Baldwin como para Schmalhausen, el cambio fenotípico no depende exclusivamente de nuevas mutaciones o de variación genética. Los componentes y procesos necesarios para producir la variación fenotípica inicial ya están presentes en la adaptabilidad somática definida por la norma de reacción. El genoma codifica la respuesta a las nuevas condiciones al permitir un cierto arco de adaptabilidad. Sólo ligeros cambios en la regulación génica son necesarios para estabilizar una respuesta genética no inducida ambientalmente. El organismo puede contemplarse como un gran sistema exploratorio con muchas opciones, de entre las

que el cambio genético aleatorio estabiliza una solución particular relevante para las condiciones selectivas.

El genetista británico Conrad Waddington (1953) propuso el término de *asimilación genética* para la estabilización genética de variantes fenotípicas determinadas por cambios ambientales, como la exposición al éter en moscas *Drosophila* en sus famosos experimentos de selección. Seleccionando para reproducirse determinados fenotipos surgidos a raíz de los tratamientos ambientales, Waddington fue capaz después de 20-25 generaciones de selección de obtener los fenotipos deseados sin exposición al cambio ambiental, y ello sin que surgieran nuevas mutaciones. La variación genética preexistente era suficiente para determinar la asimilación genética al cambio ambiental. La selección habría reducido la plasticidad fenotípica hasta hacer la respuesta inmune al ambiente. En las tres propuestas, los genes permiten el desarrollo de un espectro más o menos amplio de fenotipos, y este espectro puede mantenerse o reducirse por selección de genes en respuesta a presiones ambientales.

9.3. Plasticidad del desarrollo y evolución: la síntesis de West-Eberhard

Más recientemente, los estudiosos de la plasticidad fenotípica, como Mary Jane West-Eberhard, han ampliado la relevancia de esta hipótesis sobre adaptación y asimilación genética para explicar la evolución de nuevos fenotipos, En su voluminosa y exhaustiva obra *Developmental Plasticity and Evolution* (2003), West-Eberhard propone cuatro pasos necesarios para la evolución de un rasgo fenotípico nuevo. En el primer paso, el origen del rasgo, un cambio ambiental o genético afecta a una respuesta preexistente y produce un cambio en el fenotipo, a veces

brusco y radical. Los cambios ambientales son en esta fase más importantes que los genéticos. Los rasgos que aparecen en el nuevo fenotipo pueden ser adaptativos, como en el efecto Baldwin, o no adaptativos, como en las morfosis de Schmalhausen. En la segunda fase, el organismo se acomoda al cambio fenotípico por procesos de adaptabilidad somática que Kirschner y Gerhart llamaban "procesos conservados clave", como la actividad exploratoria celular, la ligazón débil en reacciones bioquímicas o la compartimentación espacial y temporal de los procesos del desarrollo (véase capítulo 8). En la tercera fase, la recurrencia de las condiciones ambientales que dieron origen al nuevo rasgo hace que una parte de la población siga expresando el rasgo. En la última fase, la de acomodación genética, la selección impulsa cualquier cambio genético que facilite la aparición del rasgo en dicha parte de la población, haciéndolo más independiente de la variación ambiental, aunque según West-Eberhard el cambio fenotípico no está nunca totalmente bajo control genético[3] (lo que distingue su modelo sobre acomodación genética de la asimilación genética de Waddington). Los genes según este modelo siguen al cambio fenotípico, no lo preceden. Hay algunas diferencias de matiz en la propuesta de West-Eberhard con respecto a las anteriores, pero se basan en los nuevos conocimientos de biología del desarrollo que no estaban disponibles para sus predecesores. Para todos ellos, el cambio evolutivo está posibilitado por la enorme plasticidad del fenotipo, no necesariamente por nueva variación genética.

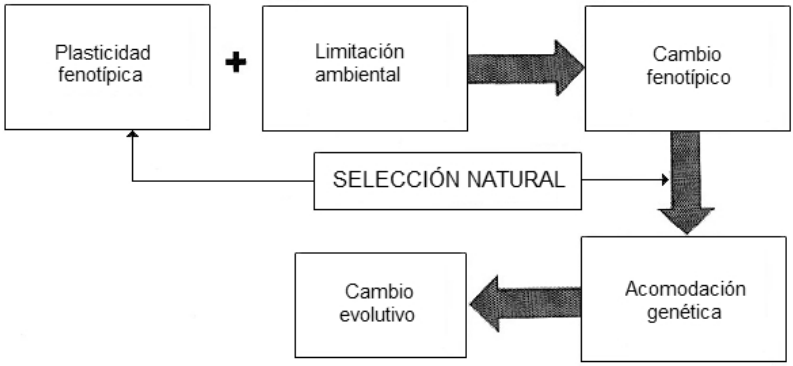


FIGURA 54. Modelo de West-Eberhard sobre cómo el cambio fenotípico desarrollado por plasticidad puede ser acomodado (favorecido) genéticamente, determinando el cambio evolutivo. La selección natural optimiza el grado de plasticidad fenotípica previa del rasgo, y actúa además sobre los fenotipos plásticos, favoreciendo genes que facilitan el desarrollo de los fenotipos más adecuados al cambio ambiental.

FIGURA 55. Mary Jane West-Eberhard ha reforzado la teoría de la selección natural al interpretar como plasticidad fenotípica muchos fenómenos achacados antes a procesos lamarckistas o a saltacionismo. La

plasticidad se hereda y permite una respuesta rápida a la selección natural por fenotipos viables, no por "monstruos" con o sin esperanza.

West-Eberhard revisa así uno de los pilares de la Síntesis, la idea de que los cambios fenotípicos se deben siempre a pequeñas mutaciones previas en el material genético. Sin embargo, no trastoca el papel clave de la selección natural. En primer lugar, la adaptabilidad somática de muchos procesos que permite la acomodación de nuevos rasgos al resto del fenotipo tiene que ser una propiedad seleccionada al favorecer el funcionamiento día a día de los organismos, como señalan Kirschner y Gerhart (capítulo 8). La adaptabilidad o plasticidad es en realidad un rasgo fenotípico clave para que funcione el modelo, un rasgo cuyo origen hay que explicar. ¿Cómo surgieron estos procesos conservados de funcionamiento celular? El modelo antes expuesto los da por hechos, pero en sus inicios debieron de originarse de alguna manera. Tanto para Baldwin como para Waddington y West-Eberhard está claro que la plasticidad tiene una base genética y se ha mantenido por selección natural. En segundo lugar, la selección facilita la estabilización evolutiva del rasgo *a posteriori* al favorecer cambios genéticos que regulan su expresión. West-Eberhard no cree en la importancia de pequeñas mutaciones en genes codificadores, sino que se muestra más partidaria de cambios en múltiples elementos reguladores que afectan de forma más o menos directa a la expresión de un carácter. Todos los modelos basados en plasticidad fenotípica presuponen una gran cantidad de variación genética mantenida en poblaciones y que afecta a cualquier rasgo fenotípico, es decir, no dependen de nuevas mutaciones para determinar cambios fenotípicos. Esta idea es similar a la propuesta de la Evo-Devo la sobre la existencia de variación genética críptica (Carroll, 2005), o a la idea de que la flexibilidad de los procesos clave conservados permite mantener mucha variación genética

que apenas afecta al fenotipo, pero que sin dicha flexibilidad determinaría cambios letales (Kirschner y Gerhart, 2005).

Sin embargo, hay una importante diferencia de énfasis entre el holismo de la plasticidad fenotípica, que describe una enorme maleabilidad del fenotipo, y el reduccionismo de la Evo-Devo, según el cual determinados genes activan cascadas de interacciones reguladoras que acaban afectando al fenotipo de forma inevitable. En lo que coinciden ambas propuestas es en que la visión de la Síntesis respecto a las fuentes de variación sobre las que opera la selección no es completa. La selección natural opera sobre fenotipos modificados ambientalmente o sobre fenotipos que varían en función de cambios en la acción de elementos reguladores, no sólo sobre fenotipos modificados por pequeñas mutaciones en genes codificadores. No hay nada en estas ideas que contradiga la importancia crucial de la selección natural.

9.4. Heterocronía y gradualismo retrospectivo

Los artífices de la Síntesis no se dejaron impresionar por las ideas de Baldwin, Schmalhausen y Waddington sobre adaptación fenotípica y asimilación. Algunos críticos del papel evolutivo de la plasticidad fenotípica señalaron que la adaptabilidad somática no era heredable y que sería por tanto evolutivamente irrelevante, pero este aserto no tenía base empírica, como demostró Waddington. Se dudaba de la capacidad de la adaptabilidad somática para favorecer innovaciones evolutivas en lugar de meros cambios cuantitativos en algún rasgo. Además, las ideas basadas en plasticidad fenotípica parecían presuponer que el organismo contiene de forma latente cualquier posibilidad de evolución futura. ¿Cómo podían surgir rasgos nuevos fuera de cualquier norma de reacción del genotipo? Una forma

de ampliar el espectro de variación fenotípica es la de desarrollar distintos fenotipos durante diferentes fases de la vida. En muchos animales, las formas larvarias que preceden a las formas adultas presentan fenotipos radicalmente distintos que utilizan diferentes recursos, tienen muy diferente movilidad y papeles ecológicos muy distintos. Para pasar de un fenotipo a otro, estos animales deben experimentar procesos de metamorfosis en los que diferentes hormonas conectan unos circuitos de genes reguladores y desconectan otros. El mismo genoma puede ser leído de diferentes maneras en diferentes momentos para alterar drásticamente el fenotipo. El momento de la metamorfosis es determinado por cambios ambientales en unos casos y por estímulos puramente internos en otros. Evolutivamente, los cambios en la determinación temporal de los pasos de un fenotipo a otro han sido propuestos por Gould y por otros autores (McNamara, 1997) como un mecanismo alternativo a la selección natural para producir evolución morfológica. Estos cambios se denominan *heterocronía*, y consisten en retrasos o adelantos y hasta en la eliminación completa de alguna de las fases.

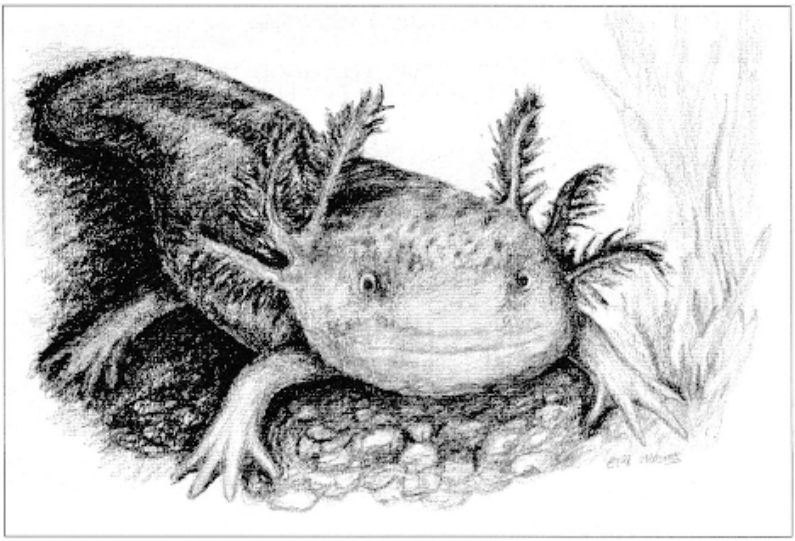


FIGURA 56. El ajolote *Ambystoma mexicanum* es una salamandra que se reproduce en la forma larvaria sin pasar a la forma adulta. Sus branquias le identifican como adaptado a la vida exclusivamente acuática. Es un animal adaptado a su medio por selección natural, en el que ésta ha favorecido adelantar la madurez y prescindir de la fase adulta, por lo que no es un misterioso engendro esperanzado. Probablemente existía previamente plasticidad fenotípica en la activación de distintas fases del desarrollo, que fue posteriormente acomodada genéticamente.

Un ejemplo clásico de esto último es la desaparición del fenotipo adulto en algunas especies de salamandras como el ajolote mexicano *Ambystoma mexicanum*, en el que la madurez sexual se alcanza ya en la fase larvaria. Su aparente novedad morfológica como adulto reside en la retención de rasgos larvarios adaptativos[4] para la vida exclusivamente acuática de las larvas, no la aparición de nuevos rasgos. La presunta presión selectiva que ha determinado esta eliminación de la metamorfosis en las montañas de México es la combinación de bajas temperaturas y falta de yodo, dos condiciones que bloquean la metamorfosis en estas salamandras. No es cierto, por tanto, que el diseño surja brusca y no gradualmente con la variación debida a procesos de desarrollo. Darwin (1859) propuso el concepto de *gradualismo retrospectivo*[5] para explicar que cambios importantes en el

fenotipo se debían a cambios en conjuntos de rasgos previamente evolucionados por modificaciones graduales ya evaluadas por la selección: "Existe otro modo posible de transición, a saber, por medio de la aceleración o el retraso en el período de reproducción. Sobre si las especies han sido modificadas frecuentemente o en algún caso por medio de este modo comparativamente súbito de transición no puedo formar una opinión; pero, si ha ocurrido, es probable que las diferencias entre los jóvenes y los maduros, y entre los maduros y los viejos, fueron principalmente adquiridas por pasos graduales". Para Darwin, los fenotipos cuya expresión se ha modificado temporal o espacialmente por heterocronía fueron en su origen productos de evolución gradual bajo selección natural. Además, los partidarios de la heterocronía en el desarrollo como determinante de cambios evolutivos independientes de la selección natural (Gould, 1979), deben demostrar que los procesos del desarrollo temporalmente alterados no tienen consecuencias para la eficacia biológica de los fenotipos resultantes, y que éstos no sufren procesos de selección que expliquen su persistencia o desaparición en el curso de la evolución. El ejemplo del ajolote sugiere que la selección natural ha podido favorecer inicialmente plasticidad temporal en el inicio de la reproducción en respuesta a la variación térmica y la disponibilidad de yodo, permitiendo en ciertas condiciones ambientales la eliminación de la metamorfosis. Esta plasticidad sería adaptativa en cada ambiente. Posteriormente, un cambio ambiental sostenido podría haber determinado una acomodación genética que fijara la maduración sexual en la fase larvaria, reduciendo la plasticidad fenotípica en cuanto al momento de la metamorfosis. Igualmente, la pérdida de metamorfosis a formas adultas migradoras en salmónidos de lagos sin salida al mar se ha podido producir por selección natural tras una etapa plástica, en condiciones en las que el fenotipo adulto ha perdido sus ventajas adaptativas. Sin

embargo, es cierto que, aunque la innovación morfológica por heterocronía suele basarse en la omisión más que en la creación de algo nuevo, puede ser posteriormente la base de nuevas líneas evolutivas. La heterocronía es seguramente en muchos casos producto de una plasticidad fenotípica previa.

9.5. Determinación ambiental de la forma y del sexo

Otra forma de crear novedad es mediante la determinación por factores ambientales de fenotipos alternativos simultáneos. Estos así llamados polimorfismos son irreversibles, al ser inducidos por bifurcaciones ambientalmente determinadas en un momento del desarrollo. Un ejemplo muy claro es la existencia de las diferentes castas de los insectos sociales surgidas del mismo genotipo en función del tipo de dieta recibida durante la fase larvaria. Así, la alimentación con jalea real determina aparentemente que una larva de abeja se convierta en reina, en lugar de en obrera. West-Eberhard (2003) cita otros numerosísimos ejemplos de polimorfismos en plantas y animales. La plasticidad y la posterior fijación por acomodación genética de fenotipos alternativos pueden constituir la base de muchos cambios evolutivos. Muchas especializaciones evolutivas, hereditarias por acomodación genética, son estabilizaciones de estados fenotípicos previamente existentes según los modelos de Baldwin, Schmalhausen, Waddington y West-Eberhard.

Un ejemplo es la determinación genética del sexo en aves y mamíferos. En reptiles, el sexo en el huevo viene determinado por la temperatura. El gen *SF-1* codifica una proteína que regula otros genes responsables de la producción de testosterona y estrógeno, las hormonas sexuales masculina y femenina, respectivamente. No hay diferencia genética entre machos y hembras, dos estados fenotípicos alternativos determinados por el

ambiente durante el desarrollo. El gen *SF-1* responde a la temperatura produciendo más o menos proteína reguladora. En aves y mamíferos los genes regulados por esta proteína se fueron separando en distintos cromosomas (los genes se mueven evolutivamente entre cromosomas). Además, uno de los cromosomas degeneró, perdiendo la mayoría de sus genes. Mientras que en aves este cromosoma retuvo genes responsables de la producción de estrógenos, en mamíferos se quedó con los genes responsables de la producción de testosterona. En los individuos heterogaméticos (cromosomas sexuales distintos), la activación de sus genes se fijó como opción por defecto, sin necesidad de efectos ambientales. Los fenotipos sexuales alternativos acabaron basados en genotipos alternativos por procesos de asimilación genética determinados por cambios en la disposición y activación de genes. ¿Fueron estos procesos seleccionados? Tanto en aves como en mamíferos, la determinación del sexo por la temperatura era probablemente deletérea, dado que tanto la temperatura de incubación como la del útero son muy constantes, no permitiendo diferencias ambientales sobre las que basar la diferenciación sexual (sólo habría individuos de un sexo en la mayoría de los casos). Cualquier tendencia a basar el sexo de la descendencia en un proceso más aleatorio sería favorecida por la selección en los ancestros de aves y mamíferos. Podemos imaginar la sustitución de la señal ambiental por dos señales genéticas derivadas de dos alelos del mismo gen. Por duplicación y translocación, estos alelos han podido terminar como genes distintos en cromosomas distintos.

9.6. La plasticidad fenotípica facilita el trabajo a la selección natural

¿Cómo responden los modelos sobre plasticidad fenotípica desde el efecto Baldwin hasta las ideas sobre acomodación genética de cambios fenotípicos previos de West-Eberhard a las preguntas que nos planteábamos al inicio del capítulo? ¿Cuánta variación genética adecuada para el desarrollo de múltiples órganos y estructuras debe estar presente en los organismos para permitir la adaptación a dichos cambios? La respuesta es que existe una plasticidad fenotípica tan amplia que permite una gran capacidad de respuesta a cambios ambientales sin cambios genéticos. Posteriormente, la variación en los múltiples genes que intervienen en el desarrollo de cualquier rasgo permite, por asimilación o acomodación genética, la facilitación creciente de la adaptación a los cambios. ¿Cuánto tardarán en aparecer las necesarias mutaciones genéticas compatibles entre sí que permitan la adaptación a nuevas condiciones ambientales? La respuesta es que la adecuada inducción ambiental de variación aumenta la probabilidad de que la innovación genética sea selectivamente ventajosa en algunos individuos, y que sea puesta a prueba en distintos entornos genéticos, iniciando el proceso de acomodación genética de su expresión y reduciendo efectos deletéreos. ¿En cuántos individuos de una población debe surgir una mutación para ser seleccionada? La respuesta es que un factor ambiental puede inmediatamente afectar a muchos individuos de una población de una sola vez, mientras que una mutación afecta inicialmente sólo a un individuo. ¿Aparecerán las variantes genéticas en suficientes individuos para permitir la perpetuación rápida de las mismas por selección natural? La respuesta es que los rasgos ambientalmente inducidos son relativamente inmunes a la eliminación por selección natural comparados con aquéllos inducidos por mutaciones, y por tanto tendrán una mayor probabilidad de persistir a pesar de los costes iniciales, aumentando la probabilidad de una acomodación genética favorable bajo selección.

La importancia de las restricciones evolutivas impuestas por procesos del desarrollo ha sido la base de críticas al programa adaptacionista (Gould y Lewontin, 1979) y de dudas sobre el papel de la selección natural (Sampedro, 2002). Como señalan tanto Carroll, como Kirschner y Gerhart o West-Eberhard, la evolución de cualquier rasgo fenotípico nuevo requiere tanto un origen en variación debida al desarrollo, como un aumento de frecuencia debido a selección. Contraponer desarrollo a selección es una falacia. West-Eberhard lo compara a preguntar qué determina la concesión del Premio Nobel, si la originalidad científica del ganador o el comité de selección de la Academia Sueca. Las restricciones al desarrollo son una fuente de la variación evaluada por la selección, y los costes en eficacia biológica son el lado oscuro de la variación que determina bajo selección cualquier cambio evolutivo.

9.7. Plasticidad, Evo-Devo y selección natural

Los trabajos de Paul Brakefield sobre la formación de ocelos en las alas de la mariposa africana *Biciclus anyana* son un ejemplo de la integración de estudios de adaptación en el campo, plasticidad fenotípica y Evo-Devo. Estas mariposas presentan en la estación húmeda grandes y conspicuos ocelos en sus alas que las ayudan a sobrevivir a los ataques provocados por aves y lagartos cuando se mueven entre la verde vegetación (presumiblemente simulando los ojos de un animal mayor). Otra posibilidad es que los ocelos sean atractivos para miembros del otro sexo en una fase en que el camuflaje no es posible. Pero en la estación seca, cuando el follaje se seca y el suelo está cubierto de hojarasca, estas mariposas adoptan una estrategia de inmovilidad aprovechando el camuflaje ofrecido por su coloración parda. Para esta estrategia los ocelos grandes resultan más

conspicuos a los depredadores, así que, cuando el clima refresca y la humedad ambiental disminuye al final de la temporada de lluvias, las últimas camadas de orugas y crisálidas responden al cambio ambiental y emergen sin ocelos, sólo con pequeñas manchas de color donde deberían estar los ocelos. Estas mariposas inconspicuas aguantarán la estación seca y se aparearán cuando comiencen las lluvias. Su progenie crecerá en un ambiente cálido y húmedo y desarrollará grandes ocelos que la protegerán de los depredadores o atraerán a miembros del otro sexo.

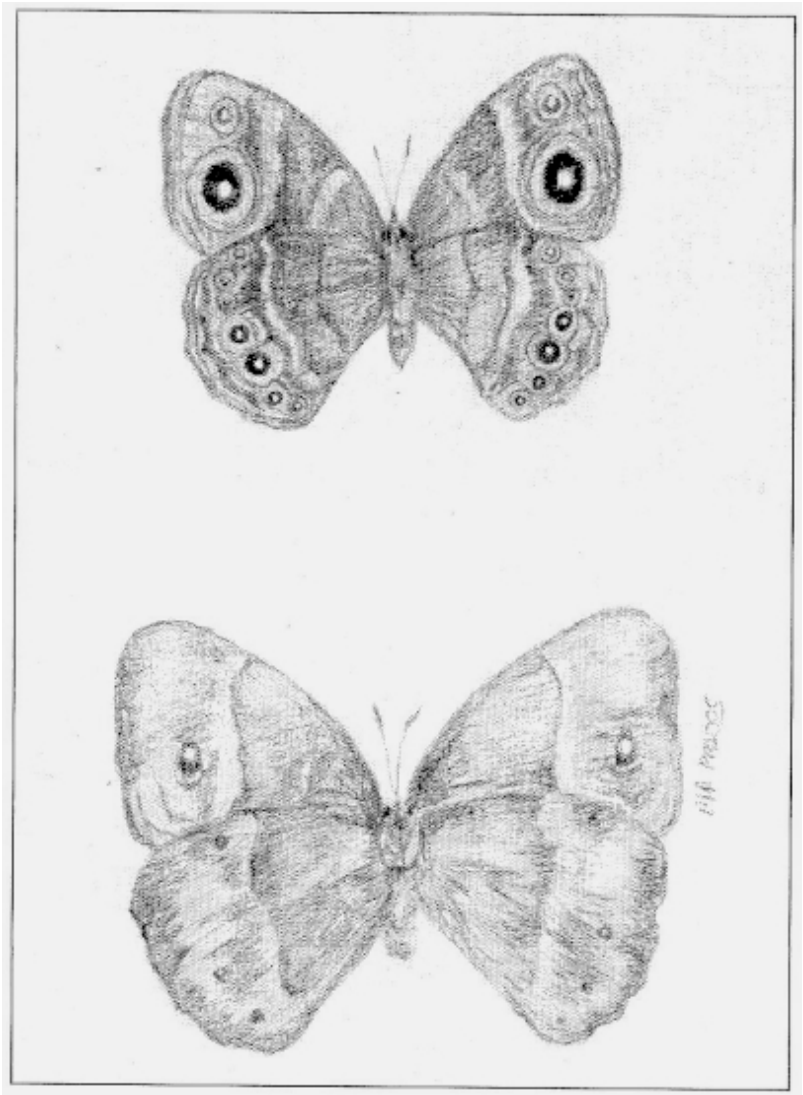


FIGURA 57. La plasticidad fenotípica de la mariposa africana *Biciclus anyana*, estudiada por Brakefield *et al*., está determinada por efectos del ambiente (*estación de lluvias arriba, estación seca abajo*) sobre la regulación del gen que induce la producción de ocelos, y el cambio de fenotipo está sujeto a selección natural en función de la capacidad mimética o antidepredatoria. Es un ejemplo de la interacción de Evo-Devo, plasticidad fenotípica y ecología evolutiva para resolver un problema.

Brakefield *et al*. (1996) han comprobado experimentalmente en el campo la ventaja selectiva de no mostrar ocelos en la esta-

ción seca (selección natural), y en el laboratorio los efectos de cambios ambientales sobre el fenotipo (plasticidad fenotípica). Por último, el laboratorio de Sean Carroll ha determinado que la temperatura ambiente afecta a la cantidad de células que expresan el gen *Distal-less,* que es el que regula la expresión de ocelos en las alas de mariposas (Evo-Devo). La temperatura probablemente condiciona cambios en determinadas hormonas en la oruga, hormonas para las que *Distal-less* en esta especie ha desarrollado una secuencia de respuesta por selección natural de fenotipos. El potencial evolutivo de este polimorfismo es obvio según el modelo de West-Eberhard: cambios ambientales hacia climas más o menos húmedos podrían eliminar una de las dos formas alternativas por acomodación genética del cambio fenotípico. Como resume Carroll estos estudios (2005), "La capacidad de controlar el desarrollo de ocelos en respuesta a cambios estacionales es sólo un ejemplo, aunque muy claro, de cómo el desarrollo y la forma evolucionan bajo selección natural". Ni Darwin lo podía haber expresado de una forma más contundente de haber vivido en la actualidad.

9.8. El enorme potencial evolutivo de vías alternativas de desarrollo

La lección de Baldwin, Schmalhausen, Waddington y West-Eberhard es que el organismo contiene una gran cantidad de novedad evolutiva latente derivada de su adaptabilidad somática. Los organismos pueden expresar múltiples fenotipos de forma secuencial o simultánea, todos ellos puestos a prueba en su ambiente y por tanto necesariamente viables y adaptativos Estas vías alternativas de desarrollo pueden ser fácilmente estabilizadas y alteradas por ligeras modificaciones en los sistemas genéticos que regulan su expresión. La plasticidad fenotípica es

un aliado de la teoría de Darwin al permitir una mayor gama de variantes seleccionables, mientras que los mecanismos flexibles ontogenéticos acomodan estas variantes al resto del fenotipo, aumentando así la probabilidad de su persistencia y modificación por selección natural gradual (West-Eberhard, 2003). Tanto Evo-Devo como plasticidad fenotípica explican cómo se pueden formar nuevos fenotipos viables de forma gradual, y éste es el requisito principal para que opere la selección natural, tal y como contempla la teoría de Darwin. La controversia de selección contra desarrollo se resuelve considerando la enorme variedad de fenotipos viables posibles producidos durante el desarrollo, mucho mayor que el número inducido por mera variación genética (Nijhout, 1991, West-Eberhard, 2003). Ello significa que la variación producida por el desarrollo como materia prima para la selección no puede ser un factor limitante en la evolución. En lugar de que la producción de fenotipos viables dependa únicamente de mutaciones apropiadas, como creían los artífices de la Síntesis, la selección tiene siempre a su disposición una enorme diversidad de variantes fenotípicas viables producidas por rutas alternativas de desarrollo y respuestas de acomodación al resto del fenotipo. Si el desarrollo está virtualmente libre de restricciones, como nos enseñan los datos sobre plasticidad fenotípica, variación facilitada y evolución reguladora, entonces la selección natural es la principal responsable del diseño y la forma durante la evolución. Como lo expresó Darwin (1868), "Si un arquitecto fuera a levantar un noble y acogedor edificio sin el uso de piedras cortadas, seleccionando de los fragmentos en la base de un precipicio piedras en forma de cuña para sus arcos, piedras alargadas para sus vigas y piedras planas para su techo, admiraríamos su destreza y le consideraríamos como el principal artífice. Pues los fragmentos de piedra, aunque indispensables para el arquitecto, tienen la misma relación con el edificio por él construido que

las variaciones fluctuantes que los seres orgánicos mantienen con las variadas y admirables estructuras finalmente adquiridas por sus descendientes modificados". El verdadero arquitecto sigue siendo la selección natural.

10
COMPLEJIDAD Y AUTOORGANIZACIÓN: ¿ORDEN SIN ADAPTACIÓN?

> El error continuo es dejarse seducir por la creencia de que las simples reglas que pueden generar patrones en una pantalla de ordenador son las reglas que generan patrones en biología. (Sean B. Carroll, 2005)

10.1. Envidiando a la física

En los últimos tiempos ha surgido la idea de que el diseño de los organismos se debería fundamentalmente a las propiedades de autoorganización de sistemas simples para formar sistemas más complejos. Esta idea está basada en la utilización de modelos de ordenador por estudiosos de sistemas dinámicos complejos muy influidos por la física (Kauffman, 1993) o por físicos partidarios del holismo en ciencia (Goodwin, 1998). Si la variación básica se debe a la autoorganización de sistemas dinámicos, poco tiene que hacer la selección natural para producir diseño. El principal representante de la teoría de la autoorganización de sistemas dinámicos complejos, Stuart Kauffman, no descarta sin embargo el papel de la selección desplazando a los sistemas complejos hacia situaciones que favorecen a los procesos evolutivos, situaciones que define como "al borde del caos". En su voluminosa y compleja obra *The Origins of Order* (1993), Kauffman hace las necesarias referencias al papel de la selección natural en la evolución de sistemas autoorganizados y le otorga un papel fundamental aunque subsidiario al de la autoorganización en los procesos evolutivos. Las leyes de lo complejo surgirían no de formas nuevas de interacción entre elementos de sistemas vivientes como distintas de las relaciones físicas inorgánicas, sino del inmenso número de partes interactuantes. Así por ejemplo, si existen muchos genes que participan en el desarrollo de algún rasgo de un organismo, y si la

transcripción de estos genes está conectada por una red de rutas múltiples de señales, algún tipo de leyes del desarrollo emergerá ("emergentismo"). Estas leyes no se esclarecerán con estudios reduccionistas de la transcripción de genes concretos (o de la ecología de organismos concretos en redes ecosistémicas), sino mediante abordajes holistas en los que se contemplan todas las interacciones a la vez.

Por ahora no hay leyes especiales de la complejidad, sólo conclusiones derivadas de innumerables simulaciones de ordenador. La ciencia de la complejidad no es la primera expresión del síndrome de envidiar a la física en las aproximaciones evolutivas. El matemático francés René Thom desarrolló en los años sesenta una elegante teoría sobre la dinámica de ciertos sistemas no lineales. Ésta predice cómo ciertos sistemas pueden pasar catastróficamente de un estado a otro. Un ejemplo es la ruptura de una ola. Esta teoría parecía poder aplicarse al desarrollo embrionario, al explicar los complejos movimientos de capas y tejidos descritos por los embriólogos. También se intentó su aplicación a la extinción de especies. Actualmente no existe mucho interés por esta teoría entre biólogos, y las catástrofes de que hablan son impactos de meteoritos más que elegantes modelos matemáticos. El Premio Nobel Francis Crick (1989) comentó que "René Thom era un buen matemático… Pero siempre sospeché que cualquier idea en biología que pudiera tener sería probablemente errónea". En los años ochenta se desarrolló la teoría del caos en meteorología para mostrar que sistemas dinámicos muy simples pueden llevar a transiciones aleatorias entre diferentes estados, y que estas transiciones podían predecirse por las ecuaciones simples del movimiento del sistema. Según estos modelos, las fluctuaciones aparentemente aleatorias en las poblaciones serían el resultado a primera vista caótico de un sencillo proceso determinista. Lewontin (2000) es muy escéptico sobre el potencial de estos modelos:

"Fuera de la especulación pura y del ajuste *ad hoc* de los rangos de los parámetros de sencillos modelos poblacionales, la teoría del caos no ha facilitado la comprensión de lo que realmente ocurre en la naturaleza, porque no sabemos cómo descubrir las 'leyes' de la dinámica de poblaciones, si es que existen". En 1983, el Premio Nobel de Química Ilya Prigogine escribió junto con Isabelle Stengers una aproximación a la autoorganización biológica desde la termodinámica titulada *La nueva alianza. Metamorfosis de la ciencia*. Según ellos, el desequilibrio termodinámico con flujos de materia y energía puede producir el orden en un sistema abierto a su entorno. También introducían la idea de la irreversibilidad del proceso evolutivo, basándolo en la flecha del tiempo de la termodinámica. No parece que la termodinámica del desequilibrio haya hecho mucha mella en la biología del desarrollo, que sigue sin tratar los elegantes conceptos sobre *estructuras disipativas* de Prigogine y Stengers. Existen otros ejemplos de incursiones de físicos o químicos en biología (Erwin Schrödinger, Freeman Dyson), a los que se podría aplicar la admonición de Maynard Smith (2000): "Pero también es importante que los físicos entren en la biología para darse cuenta de que pisan un territorio extraño donde son básicos dos conceptos poco habituales: el de adaptación y el de información".

10.2. La vida como producto de bricolaje autogenerado

Uno de los problemas de la modelización elegante de los científicos de la complejidad es que lo que descubre la biología no es nada elegante, sino producto de un chapucero bricolaje a lo largo de miles de millones de años, como bien señalaba el Premio Nobel François Jacob (1982). Esta descripción de lo viviente probablemente no guste a los fabricantes de modelos

matemáticos elegantes como Stuart Kauffman, pero se basa en los descubrimientos de la biología a lo largo del último medio siglo. Los procesos metabólicos parecen siempre innecesariamente complicados, el código genético es redundante y producto aparentemente del azar histórico, el desarrollo embrionario parece como la acumulación arbitraria de sucesivas cascadas reguladoras, por todas partes hay ligazón química débil y no estrecha, la complicación del sistema inmunitario parece una pesadilla para aturdir a estudiantes, y el diseño de muchos órganos carece de cualquier racionalidad (véase también Williams [1996] para ejemplos reveladores de la torpeza ocasional del gran *bricoleur*). Por todos lados hay redundancia, sistemas montados sobre otros, lastres históricos, complicación excesiva en lugar de la simplicidad que predicen los modelos. Ello es producto del proceso ciego y automático de la selección de pequeños cambios que ofrecen mejoras en el momento, pero sin la más mínima visión de futuro. Para un físico o matemático, esta torpeza de la selección natural la descalifica como creadora de la riqueza y diversidad del mundo orgánico. Para ellos tiene que haber algo más elegante y perfecto que explique el surgimiento de los seres vivos. En realidad quieren algo distinto para explicar nuestra propia existencia, algo que nos haga sentirnos en casa en el universo con nuestros poderosos cerebros y nuestros ordenadores capaces de realizar millones de simulaciones de procesos complejos.

FIGURA 58. François Jacob. Premio Nobel de Medicina por sus descubrimientos en bioquímica, ha explicado muy bien cómo los organismos parecen construidos por un *bricoleur*, no por un ingeniero. La selección natural es el gran *bricoleur* de la vida.

10.3. Buscando la perfección en los modelos

Existe muchas veces una tendencia casi religiosa en los físicos y cosmólogos, soterrada a veces y muy clara en otras ocasiones. La simplicidad y la elegancia matemática por ellos mismos definida se convierten en un fin en sí mismo. Pero, como escribió Crick (1989), "la elegancia y la simplicidad profunda, a menudo expresada en una forma matemática abstracta, son guías útiles en física, pero en biología estas herramientas intelectuales pueden conducir a error". Para evitar el paradigma del bricolaje por un algoritmo ciego y torpe, se pretende buscar alternativas en la ciencia de la autoorganización de sistemas complejos y del caos. Tomando como base conocimientos so-

bre el funcionamiento celular que rápidamente se vuelven obsoletos, se realizan miles de modelos que conducen a innumerables simulaciones que demuestran que la complejidad de la interacción entre genes, entre células, o entre organismos, conduce a la imposibilidad de mejoras, perfeccionamiento u optimización por selección natural. Las inferencias de Kauffman están basadas exclusivamente en simulaciones con modelos de ordenador, una práctica desaconsejable para entender procesos complejos e históricos. Cualquier historiador sería escéptico sobre las posibilidades de especificar las innumerables y complejas interacciones entre actores y condiciones que llevaron a cualquier fenómeno histórico de interés. La selección natural trabaja sobre la variación que existe en cada momento, por lo que sus resultados no resultan en una optimización en abstracto, sólo en mejoras concretas imposibles de entender sin conocer el entorno ambiental completo de los organismos. El ordenador es un recurso insuficiente para simular un proceso tan contingente y corto de miras como la selección natural.

La conclusión principal de la ciencia de la complejidad es que, si observamos adaptación en la naturaleza, ha debido surgir sin selección, por procesos de autoorganización. El orden es gratuito en la naturaleza según Kauffman (es decir, sin los costes de la dura selección). Su razonamiento es curioso. Como sus modelos de interacción entre genes (epistasis), o entre componentes de un ecosistema o entre genes reguladores del desarrollo, indican que la selección natural no es capaz de conducir al óptimo (la cumbre más alta en aptitud) en los paisajes adaptativos de su ordenador, sino a meras aproximaciones al óptimo, éste debe ser alcanzado por procesos de autoorganización. Kauffman predice óptimos basados en la autoorganización que no sabemos si existen fuera de los ordenadores. Es como si Darwin o los biólogos neodarwinistas hubieran establecido la predicción de que la selección natural debe llevar irremisiblemen-

te al óptimo en los paisajes del ordenador de Kauffman. Pero nadie ha predicho algo así. La selección natural permitirá alcanzar los óptimos disponibles local y temporalmente si hay variación fenotípica asequible y tiempo suficiente. Los óptimos modelizados serán en muchos casos inasequibles y no los observaremos. ¿Cómo sabemos que los óptimos modelizados son los que observamos? Se ha discutido hasta la saciedad en el contexto de la optimización de la conducta que los óptimos dependen de las condiciones particulares de cada modelo y que no hay óptimos universales. Lo que observamos en la naturaleza pueden ser o no los óptimos de Kauffman, pero es imposible establecerlo sin conocer toda la historia de la evolución del rasgo o sistema hasta el mínimo detalle. Por ejemplo, ¿es óptimo el cuello de la jirafa según un modelo de ordenador con paisajes adaptativos rugosos como los que utiliza Kauffman? No lo sabemos. Si no lo es, sino que es el producto de una optimización local, dada la variación fenotípica que existió en su día, la autoorganización no es necesaria para explicar un óptimo que no es tal. El problema es que no sabemos cuál es el óptimo real que simulan las cumbres de los paisajes adaptativos del modelo, por lo que no podemos saber si hay algo más que la selección natural operando sobre los rasgos simulados.

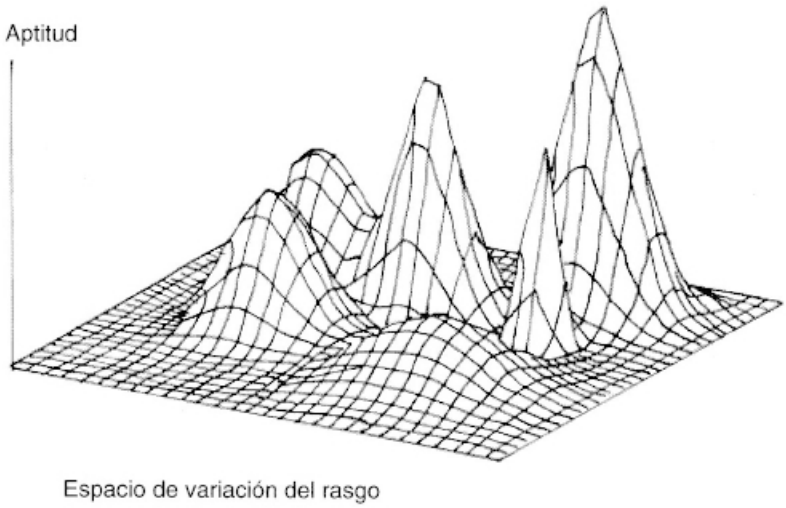


FIGURA 59. Los paisajes de aptitud constituyen una forma de modelar la evolución muy empleada desde que los genetistas Dobzhansky y Wright plantearan el concepto. Se supone que la selección natural debe conducir al pico más alto en aptitud y no dejar atascado al organismo en una colina más baja. El juego está muy bien, pero ¿quién ha dicho que lo que observamos son picos o colinas? Es imposible saberlo en la realidad fuera de los ordenadores. La teoría de la selección natural sólo dice que se alcanzará la máxima aptitud posible en las circunstancias ecológicas concretas en cada momento, lo cual puede ser perfectamente una colina. Pensar que los modelos son la realidad y no meras herramientas heurísticas es una trampa.

Los modelos de Kauffman no nos dicen cuánta mejora es esperable por selección y cuánta por autoorganización de lo complejo al borde del caos (expresión que debe impresionar mucho a los físicos pero bastante menos a los biólogos experimentales). Desde luego Darwin nunca escribió que la adaptación observable en los organismos era la que esperaríamos de un modelo matemático, del diseño de un ingeniero o de las ecuaciones de un físico teórico. Simplemente se limitó a señalar que era la adaptación que podíamos esperar de un proceso tan torpe como la selección natural. La perfección buscada por los modelos de autoorganización probablemente no se ha dado nunca fuera de un ordenador, y su búsqueda en la naturaleza es una quimera. Los modelos de autoorganización pueden ser úti-

les herramientas para describir procesos o sistemas muy complejos y para establecer predicciones sobre su funcionamiento, pero no ofrecen ningún mecanismo comprobable sobre el que pueda operar la evolución. No hay ninguna propiedad física ni química especial de los seres vivos ni leyes físicas que sólo les atañan a ellos, por lo que la ciencia de la complejidad no aclara el carácter único de los seres vivos. Los cristales también se autoorganizan, pero no están vivos; los montones de arena sufren cambios radicales de conformación, pero no están vivos, igual que las olas de los modelos de catástrofes o la atmósfera de la teoría del caos. En general, los símiles que nos ofrecen los teóricos de lo complejo para explicar la vida no funcionan. La vida no es ni simple ni elegante, conceptos matemáticos absolutamente innecesarios en biología. La vida se tiene que basar en la replicación de moléculas y el proceso de selección que arrancó desde la aparición de las primeras moléculas capaces de replicarse. ¿Por qué no observamos por todas partes esas redes de metabolitos de creciente complejidad, supuesto origen de la vida según Kauffman? ¿Por qué la vida ha surgido una sola vez en la tierra, como nos indica la biología molecular, si el orden no cuesta nada? ¿Por qué todo lo que los modelos de autoorganización predicen como simple resulta complicadísimo en la realidad, y con un indudable aspecto de chapuza para salir del paso?

10.4. Un cierto aroma a vitalismo

Varias voces críticas o escépticas se han alzado ante las pretensiones desmedidas de ciertos teóricos de la complejidad. Algunas se citan en el libro sobre complejidad del divulgador Roger Lewin (1995). Así, para el ecólogo teórico Robert May los modelos "son matemáticamente interesantes pero biológica-

mente triviales". Según él, la base de la ciencia de la complejidad, el Instituto de Santa Fe, es un lugar lleno de talento para generar hipérbole. Para el historiador de la ciencia William Provine, el esfuerzo es la continuación de una aspiración sostenida por encontrar un sentido a la vida: "Cada grupo de emergentistas reivindica ser más mecanístico que el anterior. Es parte de una vieja tradición de buscar un sentido a la vida… Los emergentistas pueden reclamar ser materialistas completos y al mismo tiempo conseguir lo que los vitalistas más deseaban, es decir, preciosas e irreducibles propiedades de la evolución que se elevan cada vez más y se hacen cada vez más complejas". La ironía es patente, y además hay que tener en cuenta que para la mayoría de los biólogos, el vitalismo, es decir, la idea de que en los seres vivos residen propiedades que no se pueden explicar por la física y la química, es anatema. Es paradójico que la teoría de la complejidad, principalmente defendida por físicos y matemáticos, parece haberse convertido en el coto de vitalistas holistas ansiosos por encontrar en la vida algo no reducible a interacciones moleculares.

Para otros escépticos, el problema es que no se proponen mecanismos nuevos que expliquen la autoorganización en los seres vivos. La formación de cristales se explica por las propiedades físicas de las moléculas de agua, pero las células no cristalizan espontáneamente y su estructura y funcionamiento es de una complicación apabullante para cualquier físico. De los modelos de ordenador es muy difícil extraer conclusiones sobre mecanismos, y sin mecanismos es imposible comprobar la teoría. Lewontin, que se mostró optimista sobre el potencial de la teoría de la complejidad en 1993, había perdido en parte las esperanzas sobre su potencial en 2000 cuando escribió: "La más reciente entrada a la lucha por comprender los fenómenos biológicos es la esperanza de que los sistemas complejos tienen leyes especiales que se originan en la multiplicidad de interac-

ciones entre muchas partes, leyes de la complejidad misma… Queda por ver si este enfoque de la complejidad podrá iluminar los problemas de la biología. Por ahora sólo tenemos una empresa especulativa". En biología del desarrollo, los intentos de hace 30 años de teorizar al margen de la investigación experimental, resultaron en la gradual desaparición y cuasiextinción de este enfoque. Como señala Peter Lawrence (2004), "fueron eliminados en parte por la tremenda impredecibilidad y falta de lógica del mecanismo biológico".

10.5. La confrontación con los datos

Pero el principal problema de Kauffman y otros teóricos de la autoorganización es que los datos de la biología molecular no suelen apoyar los elegantes modelos de autoorganización. Un ejemplo son los modelos de morfogénesis basados en el trabajo del matemático Alan Turing, que propuso en 1952 un modelo de difusión de sustancias morfogenéticas en los embriones y adultos que darían lugar a los patrones periódicos de segmentación, así como a las bandas observadas en cebras, conchas de moluscos y otros organismos. Turing demostró que una distribución uniforme de las sustancias morfogenéticas difundidas no era estable para ciertos valores de las velocidades de reacción y difusión. En esa situación, aparecerían regularmente espaciadas elevaciones y depresiones de concentración que darían lugar a un patrón de bandas. Turing pensó que este simple modelo de difusión podía explicar las estructuras repetidas en la morfología de muchos embriones y formas adultas, como los segmentos de los insectos o los pétalos de las flores. Los partidarios de la autoorganización (Kauffman, 2003) llevados de su admiración por sencillos y elegantes modelos matemáticos, han utilizado el modelo de Turing para proponer que el patrón de

bandas de activación de genes reguladores que se observa en el embrión de *Drosophila* en realidad corresponde a un simple modelo de difusión de sustancias morfogenéticas. Incluso el teórico de la evolución John Maynard Smith se sintió tentado por las ondas de Turing en su juventud (2000).

Sin embargo, el proceso de formación de bandas no es ni simple ni elegante. Cada elemento es fabricado de una forma cualitativamente distinta a la de todos los demás. El biólogo del desarrollo Lewis Wolpert había propuesto ya en 1969 que ciertos genes reguladores se conectarían o desconectarían mediante los gradientes de concentración de morfógenos extendidos por difusión. Pero lo sorprendente es que cada elemento del patrón de bandas que expresan la transcripción de un mismo gen en el embrión de *Drosophila* está determinado por diferentes combinaciones de señales reguladoras. Ello parece un exceso de maquinaria para desarrollar un simple patrón de bandas, pero expresa la regla general en Evo-Devo de que la expresión de un gen regulador del desarrollo es la suma de muchas partes, controlada cada una por señales distintas. Como señala Carroll (2005), "las matemáticas y los modelos son hermosos, pero nada de esta teoría (la de Turing) ha sido confirmado por los descubrimientos de los últimos veinte años. Los matemáticos nunca consideraron que señales genéticas modulares eran la clave de la formación de patrones, o que los patrones periódicos que vemos son de hecho la suma de numerosos elementos individuales". ¿Por qué no vemos la creación de patrones por acción de simples procesos físicos? ¿A qué tanta complicación? La respuesta es que la regulación del desarrollo se ha construido poco a poco, levantando unas rutas reguladoras sobre otras, paso a paso, y sin ninguna visión del producto final al cabo de millones de años. En cada paso de diferenciación celular debe agregarse muy poca complejidad morfológica y que afecte a una pequeña parte del organismo para que el producto final sea via-

ble. Todo el proceso lleva la firma reconocible de la selección natural, que trabaja sobre variación existente sin visión de futuro alguna. Los modelos matemáticos parten de una optimización consciente, la de un ingeniero o diseñador, algo que no existe en el complicado (que no complejo) mundo creado por la selección natural.

10.6. Los falsos símiles

Para evitar la complicación genética de la formación de patrones en organismos pluricelulares, algunos partidarios de la autoorganización se han dedicado a estudiar organismos unicelulares, como el alga *Acetabularia* estudiada por Brian Goodwin. *Acetabularia* es un alga marina que crece a partir de una única célula anclada en el sustrato. El pedúnculo crece hasta 1-1,5 cm, cuando se forma un anillo de estructuras parecidas a hojas. Al seguir creciendo, se van formando sucesivos anillos a intervalos irregulares. Según un modelo de Goodwin y Trainor (citado en Webster y Goodwin, 1996), las estructuras formadas se deben a niveles altos de concentración de calcio, concentración que determina la flexibilidad y rigidez de las fibras proteínicas del citoplasma y que es a su vez afectada por la contracción del citoplasma. Goodwin y Trainor simularon en el ordenador este proceso de retroalimentación entre calcio y contracción del citoplasma. En el modelo, el calcio acaba formando un anillo de concentración máxima en la punta del pedúnculo. Si se perturba la concentración de calcio ligeramente, el anillo da lugar a puntos discretos de máxima concentración que darían lugar a los resaltes del extremo del pedúnculo. Éste sería un ejemplo de autoorganización según Goodwin, igual que el anillo de gotas que salpican al caer un objeto esférico sobre la superficie de un líquido. Pero, una vez más, los símiles

con patrones inanimados fallan. Como indica Maynard Smith (2000), el término *autoorganización* sugiere que no hay información o conjunto de instrucciones que especifiquen la estructura. Pero el crecimiento del pedúnculo y la contractilidad o rigidez de las proteínas del citoplasma dependen al fin y al cabo de la conformación de estas proteínas codificadas por genes. Cambios en los genes pueden alterar los parámetros del sistema, con lo que pueden modificar la morfología celular. A diferencia de la pauta de salpicadura, la forma de *Acetabularia* depende de una información codificada. Si Goodwin quiere decir que no existe correspondencia estricta entre la secuencia de bases de ADN y la morfología de la célula, dice una obviedad. La visión simplista de los genes como instrucciones para cada detalle hace mucho que está desbancada. Los genes establecen los parámetros de un sistema dinámico al codificar proteínas que afectan directamente al metabolismo y a la estructura celular.

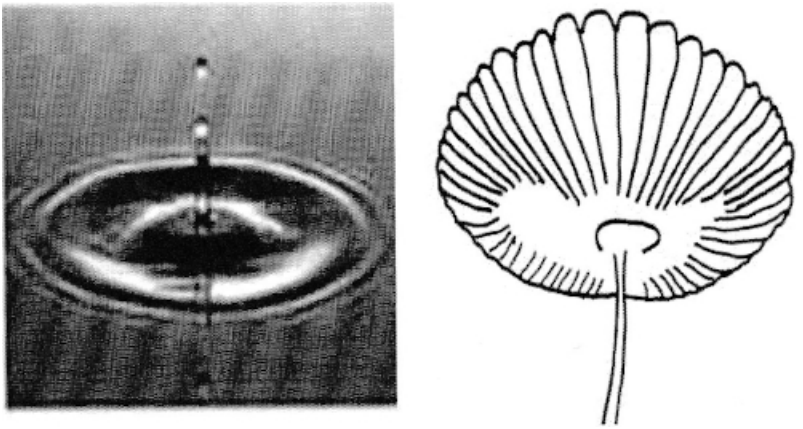


FIGURA 60. Las estructuras autoorganizadas, como las gotas producto de un impacto (*izquierda*), no dependen de las numerosas propiedades de estructuras y moléculas que posibilitan la formación de estructuras en organismos unicelulares, como el borde del sombrerillo del alga *Acetabularia* estudiada por Brian Goodwin (*derecha*). La complicación de una célula debería dejar atónito a cualquier partidario de la autoorganización de la vida. Fuente: Modificado de www.poster.net y www.fortunecity.com.

10.7. El orden ha costado mucho

Así pues, el orden gratuito postulado por la ciencia de la complejidad necesita selección para adquirir cualquier tipo de realismo biológico. Kauffman (1993) intenta de hecho dejar algún papel a la selección después de postular la autoorganización por todas partes. La selección, según él, no ha trabajado sola, sino que ha sido ayudada desde el origen de los primeros seres vivos por la autoorganización. La existencia de una ingente cantidad de maquinaria genética y reguladora, basada en moléculas, en todas las células, hace algo pretencioso explicar el funcionamiento de los organismos por autoorganización como en un modelo de ordenador. Si fuera tan fácil entender dicho funcionamiento, no sería necesaria la aproximación experimental que ocupa a legiones de investigadores desde hace mucho tiempo. ¿Para qué tanta maquinaria molecular, para qué tantas interacciones moleculares? Es evidente que su evolución ha costado innumerables intentos fallidos y fracasos evolutivos, además de muchos millones de años de pequeñas modificaciones. ¿Cómo se puede decir que el orden que observamos no ha costado nada? ¿Son estos modelos el producto de una búsqueda de algo más profundo y con más sentido que el ciego algoritmo de la selección natural, o realmente buenas representaciones del funcionamiento de los seres vivos? Los biólogos reduccionistas, tan criticados por los holistas y emergentistas científicos de la complejidad, están ya desentrañando los procesos de organización celular y del desarrollo; desgraciadamente para muchos "heterodoxos", sin tirar por tierra la teoría darwinista (véase capítulo 8). Los mecanismos estudiados tienen poco de automático y no requieren complicados modelos matemáticos para su comprensión, sino un arduo trabajo de laboratorio. La complejidad parece surgir de complicados mecanismos y engranajes en lugar de partir de elegantes modelos de autoorgani-

zación. Realmente, lo que sale a la luz se parece cada vez más al taller de bricolaje de un aficionado algo chapucero, que a la pantalla del ordenador de Stuart Kauffman. La búsqueda de las bases profundas de la organización de los organismos parece basada en una "envidia a la física" mezclada, paradójicamente, con una cierta tendencia vitalista.

10.8. La autoorganización como parte del terreno de juego de la selección natural

Si prescindimos de las ansias de fundar una nueva teoría evolutiva, existen aproximaciones al estudio de la autoorganización que pueden ser valiosas. Sin duda existen sistemas naturales formados por muchos elementos, que no son organizados por fuerzas o agentes externos, y que conducen a procesos dinámicos que sólo se deben a las interacciones entre sus partes o participantes (Camazine *et al.*, 2001). Así, por ejemplo, las conductas de individuos de ciertos animales agregados en bandos producen patrones que pueden ser estudiados mediante modelos de autoorganización. Estos procesos pueden ser modelizados como redes de interacciones y pueden llevar a predicciones teóricamente interesantes, siempre que no se olvide que cualquier interacción entre elementos vivos tiene consecuencias para su aptitud que son sometidas a selección. Es indudable que las propiedades funcionales de muchos de estos procesos autoorganizados han debido de afectar a las características del genoma en el curso de la evolución. Los genes no necesitarían especificar la respuesta de los organismos a procesos autoorganizados con todo detalle, sino sólo el marco de funcionamiento de la interacción. Estas propiedades de los sistemas son parte del ambiente en el que funciona la selección, como lo son las leyes de la física. Nadie ha argumentado que la selección natural

no sea importante en la evolución biológica porque está supeditada a las leyes físicas, pero algunos estudiosos de redes complejas argumentan algo similar con relación a estos procesos de autoorganización. En su libro *Self-Organization in Biological systems* (2001), Scott Camazine *et al*. expresan la inevitabilidad de la confrontación de los procesos autoorganizados con la selección: "No hay contradicción o competencia entre autoorganización y selección natural. En su lugar, se trata de un 'matrimonio' cooperativo en el que la autoorganización permite una tremenda economía en la cantidad de información que la selección natural necesita codificar en el genoma". Abundando en esta línea, Peter Corning (2005) mantiene que la autoorganización sólo sobrevive si trabaja en relación con los permanentes problemas de los seres vivos, supervivencia y reproducción. Si el modelado de estos procesos prescinde de la selección y se queda en explicar el orden, olvida la lección de Dobzhansky (1962): "Cualquier teoría de la evolución que deje el fenómeno de la adaptación como misterio inexplicado es inaceptable". Orden no es adaptación, y la supervivencia y reproducción de los organismos determinan su evolución. Los estudios actuales de redes moleculares, celulares o ecológicas son valiosos si contemplan sus repercusiones funcionales para los elementos implicados y delimitan así el terreno de juego de la selección natural.

11
SIMBIOSIS Y ADQUISICIÓN DE GENOMAS: LA SIMBIOGÉNESIS COMO PRODUCTO DE LA SELECCIÓN NATURAL

> La completa e irreversible integración de dos diferentes seres para formar uno nuevo sólo ocurrirá si en todo momento los organismos asociados físicamente dejan más descendientes que los organismos independientes y no asociados. (Margulis y Sagan, 2003)

11.1. El origen de la célula eucariota: de la explotación a la interdependencia

Lynn Margulis ha sido sin duda una de las más ardientes heterodoxas de la biología evolutiva de las últimas décadas. Su apoyo a las teorías de Mereschkovsky (1909) y otros autores sobre el origen de la célula eucariota como resultado de la estrecha simbiosis entre varios tipos de células ha resultado tan convincente que está actualmente aceptada como ortodoxia de la evolución celular. ¿Por qué se asociaron inicialmente estas células para terminar uniéndose indisolublemente? Los modelos más elaborados para explicar la evolución celular (Cavalier-Smith 1987, Maynard Smith y Szathmáry 1995, 2001) incorporan ventajas selectivas inmediatas para los organismos simbiontes en la utilización de ciertos recursos con respecto a procariotas no simbiontes. La formación de organismos simbiontes como los líquenes, o las simbiosis entre insectos y microorganismos que invaden sus células (Van Ham *et al*., 2004), permiten visualizar cómo pudo surgir la célula eucariota como resultado de estrechas relaciones ecológicas de comensalismo, parasitismo o incluso depredación. La dependencia actual estricta entre todos los componentes de la célula eucariota pudo partir de una inicial explotación parasitaria de un elemento por parte de otro. Por ejemplo, Maynard Smith y Szathmáry (1995) proponen que las células hospedadoras de las bacterias parásitas

que darían lugar a mitocondrias y cloroplastos obtendrían un beneficio inmediato de la asociación mediante depredación intracelular prudente (los protoeucariotas mantendrían a los protoorgánulos como nosotros mantenemos al ganado). Posteriormente se seleccionaría la capacidad de elaborar proteínas que facilitasen el tránsito de metabolitos entre los orgánulos y el citoplasma, una explotación más sofisticada. Aunque los endosimbiontes se citan a menudo como mutualistas, las ventajas están mucho más claras para el hospedador que para los orgánulos. Decir que morirían fuera del hospedador eucariota es confundir dependencia obligada con beneficio mutuo. Maynard Smith y Szathmáry (1995) consideran a los orgánulos originariamente simbiontes como actuales esclavos encapsulados, parte de cuyo genoma ha sido absorbido por el núcleo de la célula eucariota al que ha pasado el control de la relación. En simbiosis actuales entre organismos eucariotas y procariotas está surgiendo la visión de procariotas metabólicamente potentes que son atraídos a asociaciones mutualistas a costa de su autonomía celular. Una vez que han sido genómicamente agotados, el hospedador eucariota lo sustituye por una nueva especie de procariota, convirtiéndose así en el parásito definitivo (Van Ham *et al.*, 2004). En cualquier caso, es imposible entender la transición a la célula eucariota original sin contemplar las presiones selectivas involucradas.

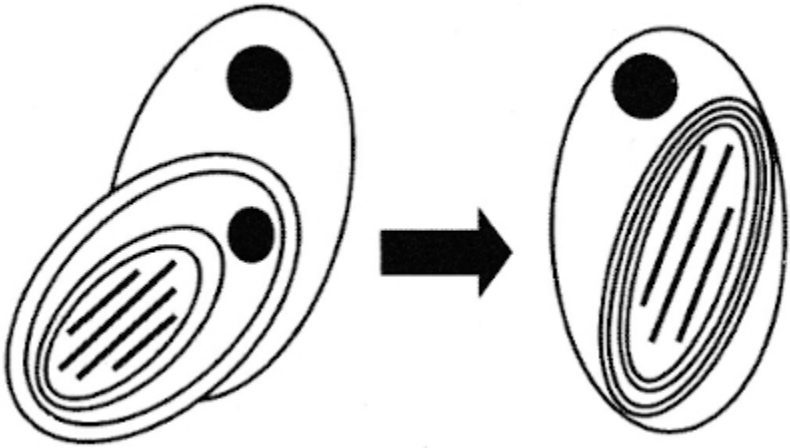


FIGURA 61. La integración de un organismo en otro surgió de interacciones ecológicas como el parasitismo o la depredación. Normalmente, una de las partes pierde su autonomía genómica (pérdida de núcleo, en la figura). Los eventos exitosos de integración debieron de ser escasos a lo largo de muchos millones de años, no un fenómeno cotidiano. Simbiosis no es lo mismo que integración exitosa en un solo organismo.

Maynard Smith y Szathmáry presentan escenarios plausibles en los que la selección natural ha favorecido la integración de organismos con sus genomas en unidades evolutivas superiores, como la célula eucariota o los organismos pluricelulares. Una vez que se ha producido dicha integración, la selección natural puede favorecer una dependencia tan estrecha, que las unidades componentes pierdan totalmente su autonomía, y sólo se seleccionen rasgos en las mismas tendentes a una integración todavía mayor. Estas transiciones evolutivas se han producido en pocas ocasiones en la historia de la vida, pero han dado lugar a una explosión de diversificación de formas al abrir nuevos nichos ecológicos totalmente inexplorados. Los escenarios presentados por Maynard Smith y Szathmáry contribuyen a explicar cómo la selección natural ha podido favorecer estas transiciones, mientras Margulis combina estas explicaciones con pronunciamientos rompedores que poco ayudan a entender cómo se producen estos procesos.

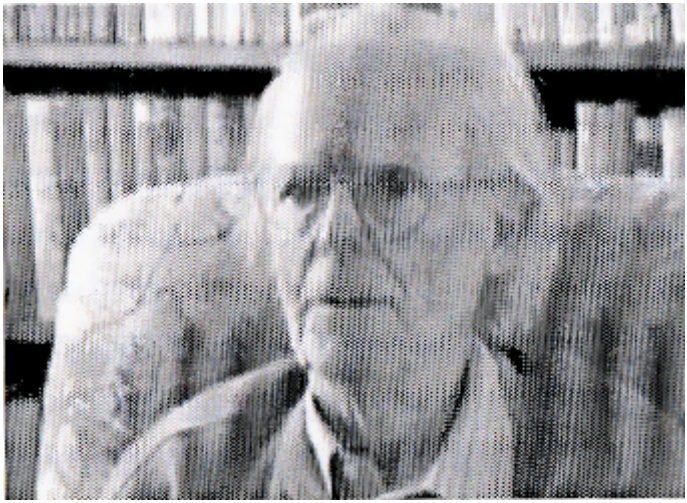


FIGURA 62. John Maynard Smith (1920-2004) fue uno de los principales biólogos evolutivos de la segunda mitad del siglo XX. Entre otras importantes aportaciones, propuso innovadoras hipótesis para explicar la evolución por selección natural de las principales transiciones entre niveles de organización, como la formación de la célula eucariota o la pluricelularidad.

Las simbiosis son interacciones ecológicas que afectan a los costes y beneficios obtenidos por los simbiontes en relación con los no simbiontes. Una vez la simbiosis es lo suficientemente estrecha, la selección sobre la parte más débil de la interacción comienza a debilitarse, haciendo indisoluble la asociación. La selección natural interviene desde el inicio de la simbiosis hasta su culminación en la formación de un organismo más complejo. De hecho, Margulis no puede prescindir de la selección natural para explicar la evolución celular por simbiosis. En su libro *Symbiosis in Cell Evolution* (1981) utiliza a lo largo de 213 páginas de texto (excluidas figuras y tablas) 48 veces los términos *selección natural* o *presiones selectivas* para explicar cómo pudo haber evolucionado la célula eucariota a partir de interacciones simbióticas entre distintas células procariotas. Sin selección natural no hay por tanto forma de explicar la evolución celular tampoco para Margulis, independientemente de

lo que manifieste a los periodistas sobre su supuesta heterodoxia.

11.2. La especiación por simbiogénesis: ¿frecuente, o esporádica?

En su más reciente libro escrito junto con su hijo Dorion Sagan *Adquiriendo genomas* (2003), Margulis mezcla sus interesantes argumentos a favor de la importancia de las simbiosis con bacterias en la ecología de muchos organismos con ataques sistemáticos a la idea neodarwinista sobre evolución de nuevas especies por pequeños cambios genéticos y modificaciones graduales. Los autores confunden la vida en común de distintos organismos estrechamente interdependientes, con una verdadera integración de genomas en la que éstos pierden su autonomía y acaban funcionando como una sola unidad, la base de la teoría de la simbiogénesis. Sin embargo, no hay evidencia de que exista integración genómica de simbiontes recientemente adquiridos en eucariotas pluricelulares (Van Ham *et al.*, 2004). Ello marca una diferencia fundamental en el potencial evolutivo de la simbiogénesis en eucariotas uni y pluricelulares. Ernst Mayr comenta en su revelador prólogo del libro de Margulis y Sagan que "algunas de sus afirmaciones podrían conducir a un lector no informado a la conclusión errónea de que la especiación siempre se debe a la simbiogénesis. Ello no es el caso. La especiación y la simbiogénesis son dos procesos independientes, sobrepuestos. No hay ninguna indicación de que alguna de las 10.000 especies de aves o las 4.500 especies de mamíferos se originaron por simbiogénesis".

Además, la integración de genomas sólo puede resultar de lentos procesos de adaptación entre los distintos organismos que aportan sus genomas. El carácter instantáneo de estas

uniones, continuamente postulado por los autores sin la menor prueba, se contradice con comentarios más razonables como "Tras largos períodos de vida complementaria, asociación íntima o dependencia metabólica, los extraños compañeros de cama a menudo fusionan sus sistemas genéticos". ¿Dónde está el carácter instantáneo de estas uniones? ¿No estamos hablando de estrechas relaciones ecológicas entre organismos que deben adaptarse el uno al otro en un proceso gradual de modificaciones genéticas que acaban permitiendo la integración de los genomas? Hay que resaltar que el término *lento* se refiere al número de generaciones que han de pasar, no al tiempo absoluto. El gradualismo de la coadaptación puede ser geológicamente instantáneo para organismos de vida breve.

Wallin (1927), uno de los primeros defensores de la simbiogénesis como fuerza evolutiva, propuso que antes de la simbiosis entre organismos diferentes, debería haber una tendencia innata de uno de los organismos a responder a la presencia del otro, a la cual llamó *prototaxis*. ¿Cómo surge la prototaxis sin selección previa?, ¿de dónde surge? Margulis y Sagan nos lo aclaran: "Ejemplos incluyen la tendencia del ratón a huir del gato, del tiburón a engullir al pez, del conejo a comer lechuga, o de la mosca a poner sus huevos sobre el expuesto tejido muscular sangrante de un jabalí recién muerto… Todos los casos de simbiogénesis empiezan con prototaxis". La prototaxis no es pues más que una nueva definición de adaptación al medio ecológico, y ni Margulis ni ningún otro autor han postulado un mecanismo alternativo a la selección natural para explicar estas adaptaciones. Margulis y Sagan son también bastante explícitos sobre por qué unas simbiosis resultan en integración y otras no, como demuestra la cita al inicio del capítulo. Otro ejemplo: "En la era Proterozoica, con abundante oxígeno, las células que retuvieron sus mitocondrias a lo largo de sus vidas deben haber sido seleccionadas naturalmente sobre aquéllas que ocasional-

mente permitían a sus mitocondrias retornar al mundo bacteriano". Es decir, sólo se perpetuarán las simbiosis estrechas que acaban en integración genómica si ello es favorecido por la selección natural debida a la competencia entre organismos integrados e independientes. Resumiendo, la adquisición de genomas sólo funciona si la selección natural primero determina una estrecha relación ecológica entre distintos organismos, si a lo largo de una serie de generaciones estos organismos se adaptan a una estrecha convivencia e interdependencia, y si, por último, los organismos resultantes de la integración tienen más éxito que los de vida independiente. La integración de genomas es pues un ejemplo de cambios graduales debidos a selección natural, en los que la selección funciona desde el principio hasta el final. La novedad es que esta forma de creación de variación genética no fue tenida en cuenta por los genetistas de hace un siglo ni por los artífices de la Síntesis Neodarwinista. El mérito de llamar la atención sobre este fenómeno es sin duda de Margulis y Sagan.

11.3. A vueltas con el esencialismo

Pero surge la pregunta de por qué apelan falsamente al saltacionismo y pretenden identificar especiación con simbiogénesis. La frase "la repentina aparición de los eucariotas sobre la escena evolutiva fue genuinamente discontinua y no gradual" resalta bien el saltacionismo de los autores. ¿Cómo lo saben?, ¿cómo fue de repentina?, ¿qué es *gradual* para ellos? Una vez más, nos topamos con el esencialismo en los críticos del darwinismo, como se deduce de la frase "al menos en animales fácilmente reconocibles los límites entre especies no se difuminan". Pero ¿y al principio, cuando se estaban formando?, ¿tampoco se difuminaban los límites entonces? La especiación para ellos,

como para todo buen esencialista, es algo drástico, observable. Margulis y Sagan se preguntan por qué los cambios evolutivos observados por el matrimonio Grant a lo largo de varias décadas en los pinzones de Darwin de las Galápagos, no han llevado a la formación de nuevas especies. ¡Como si la especiación fuera observable como un evento instantáneo! Es como si Peter Grant le pudiera decir a su esposa un buen día en la isla Daphne Mayor[6] donde realizan sus estudios: "¡Mira, allí se está formando una nueva especie! ¡Es increíble cuánto se ha diferenciado de la otra desde el año pasado!". Éstas son presunciones ilusas basadas en una idea platónica sobre las esencias puras de las especies y las barreras que hay que cruzar. El paso de las barreras entre especies es algo probablemente imperceptible. Quizá se estén produciendo nuevas especies en muchos lugares del mundo, pero para demostrarlo hay que detectar cambios en la atracción entre sexos o realizar cruzamientos entre variedades incipientes y determinar, a lo largo de muchas generaciones, las pérdidas de eficacia biológica en los híbridos. Ni siquiera los Grant han podido dedicar suficiente tiempo al asunto. El propio Peter Grant tiene claro que la especiación es un proceso, no un evento observable.

11.4. Especiación por simbiogénesis: una teoría en busca de datos

Margulis y Sagan argumentan que la especiación normalmente no se observa en estudios de poblaciones naturales porque no hay simbiogénesis en las poblaciones en cuestión. La simbiogénesis puede ser una causa de especiación, pero es indudable que no es la única. El argumento llevado al extremo negaría la existencia de miles de especies que no difieren para nada en cuanto a sus simbiontes. Margulis y Sagan no han he-

cho el cómputo, pero si pretenden que nos creamos su asociación de especiación con simbiogénesis nos deberían dar los datos concretos sobre diferencias en genomas bacterianos adquiridos por distintas especies. Después de argumentar vehementemente que la mayoría de los biólogos evolutivos buscan torpemente la especiación donde no deben, ellos mismos reconocen: "¿Con qué frecuencia y en qué grupos de organismos es la adquisición de genomas el principal modo de especiación? Éstas son cuestiones de investigación que esperamos inspirar". O sea, que es posible que la simbiogénesis sea un modo infrecuente de especiación después de todo, y que la mayoría de los casos se deban a la divergencia ecológica gradual propuesta por Darwin (capítulo 12).

Y una vez que se han integrado los genomas, ¿se para la especiación? Margulis y Sagan citan varios ejemplos de simbiosis estrechas en las que puede haber habido especiación en una de las partes no acompañada de especiación en la otra (véase el capítulo 3 de su libro). La adquisición de un genoma es como un cambio genético importante producido por mutaciones y recombinación. Sin embargo, insisten en que la acumulación de mutaciones no conduce a la formación de nuevas especies, pero la adquisición de paquetes enteros de genes con prolongadas historias previas de adquisición de nuevos trucos metabólicos (por cierto, supuestamente favorecidos por selección natural) sí es capaz. Ello demuestra un fuerte sesgo saltacionista que impregna toda su teoría. Así, demuestran una cierta falta de imaginación para entender procesos adaptativos graduales. Por ejemplo, describen a un molusco nudibranquio que consume las células urticantes de otros organismos y las conserva en su cuerpo para protegerse de depredadores. Según ellos, "ninguna posible lenta acumulación de mutaciones puede explicar esta adaptación". Sin embargo, es fácil imaginar lentos cambios en el sistema digestivo que permitieron a moluscos indefensos tole-

rar la ingestión de estas armas para finalmente incorporar estas defensas a su organismo. Muchos de estos asertos que se leen frecuentemente están basados en un insuficiente conocimiento de los organismos implicados. Tampoco queda claro por su definición de *especie* (organismos con el mismo número y los mismos tipos de genomas integrados en común son de la misma especie), qué grado de diferencias genéticas en los genomas garantizarían la clasificación. Como hemos visto, la teoría de especiación por simbiogénesis no intenta abordar procesos o fenómenos inexplicados, sino parte de una premisa previa sobre simbiosis universal, y busca datos que la apoyen. Hasta la fecha, con poco éxito.

11.5. Coleccionando heterodoxias

Margulis y Sagan defienden en su libro varias heterodoxias propuestas por otros autores. Una es que la radiación evolutiva de grupos de especies se produce por cambios en el cariotipo y no por cambios graduales por selección natural de fenotipos (Todd, 1970). Es otro nuevo saltacionismo. Se cita a un género de ciervos asiáticos que poseen de 3 a 23 pares de cromosomas. Estas especies son muy similares y aparentemente fértiles entre sí. De ello se deduce que el fenotipo de estos animales no depende apenas de su número de cromosomas (algo que ya se sabía por las escasas diferencias fenotípicas resultantes de poliploidías o multiplicación de cromosomas). Uno se pregunta: ¿cómo saben los defensores de la teoría que los cambios en el cariotipo (número de cromosomas) no han sucedido a la especiación en vez de haber sido su origen? Los cambios en el cariotipo no sufrirían selección opuesta una vez producida la especiación, porque ya no hay que ensamblar cariotipos distintos en los cigotos, dado que no hay intercambio genético entre las

poblaciones. Son los fenotipos los que sufren cambios graduales según Darwin, no los cariotipos. La estructuración del material genético en más o menos cromosomas parece además tener muy poco que ver con el cambio evolutivo (capítulo 6). Parece ser una parte del fenotipo de escasa relevancia, como se deduce de las aleatorias y sorprendentes variaciones en cariotipos entre organismos. Especies muy similares pueden tener cariotipos muy diferentes y viceversa. La premisa de que "si el gradualismo darwinista explica el origen de especies de plantas y animales, de ello se sigue que especies estrechamente emparentadas deberían tener similares cariotipos" es un *non sequitur*. No hay ninguna predicción tal que se derive de la teoría evolutiva de Darwin en ninguna de sus versiones. Caracteres que no afectan a las interacciones con el ambiente y que, por tanto, no están sujetos a selección, pueden variar aleatoriamente y de forma brusca y no gradual. El gradualismo darwinista se aplica a variación fenotípica con implicaciones sobre aptitud.

Otra teoría heterodoxa que defienden es la propugnada por el zoólogo Williamson (2001) sobre la integración de genomas distintos para producir organismos con metamorfosis de larvas muy distintas a las formas adultas. Así, las orugas serían la expresión de genes de onicóforos (un tipo de invertebrados con forma muy similar a las larvas de muchos insectos) en el genoma de insectos con metamorfosis. Esta integración de genomas se habría producido por infrecuentes apareamientos entre organismos muy distintos. Aparte de lo especulativo que es propugnar estos apareamientos monstruosos (cómo un gusano puede atraer sexualmente a un insecto, cuántos apareamientos de éstos son necesarios para explicar las 5 o 6 formas tan diferentes de los tremátodos, etcétera), esta teoría contradice todos los resultados recientes de la biología del desarrollo, que muestran que los genes que determinan la morfología están muy conservados evolutivamente (capítulo 8). Si los insectos antes

de la simbiogénesis no tenían genes para producir morfologías larvarias, sus circuitos reguladores del desarrollo debieron integrarse con otros radicalmente distintos. ¿Cómo es posible que se mezclen circuitos reguladores totalmente distintos sin disrupción de todo el desarrollo? Williamson no hace sino proponer una nueva versión del saltacionismo que contradice los resultados de la nueva biología del desarrollo.

El ansia de heterodoxia de Margulis y Sagan es al parecer insaciable, y terminan por proponer a la biosfera entera, o Gaia, como se la denomina popularmente, como el agente de la selección natural (capítulo 15). Aunque se ha repetido hasta la saciedad que la selección natural no es un agente activo de, sino el resultado de un proceso automático e inevitable, dadas ciertas condiciones, Margulis y Sagan no pueden evitar personificar el proceso en Gaia. Según ellos, todos los seres vivos que coexisten sobre el planeta Tierra interactúan entre sí. Por tanto, la selección natural es el producto de las interacciones de todos con todos personificadas en el término *Gaia*. Este holismo extremo se contradice con la compartimentación espacial y temporal de las interacciones ecológicas. Como bien ha escrito Richard Lewontin, "todo no está efectivamente conectado con todo. Aunque las perturbaciones gravitacionales se extienden de hecho hasta distancias infinitas, se puede mover una flor sin afectar a una estrella, porque la gravitación es una fuerza débil que disminuye con el cuadrado de la distancia entre objetos. El mundo está dividido en subsistemas casi independientes, en cuyo seno hay interacciones efectivas, pero entre los cuales no hay relaciones palpables".

11.6. Argumentos semánticos

Frases del tipo "como la selección natural no es más que supervivencia diferencial, puede perpetuar, pero no crear" abundan en el libro de Margulis y Sagan. Al perpetuar variación (por cierto, por reproducción diferencial, no por supervivencia diferencial), la selección natural crea, pues es sobre esa variación sobre la que se construye nueva variación, lo que a la larga determina cambios evolutivos. Esto es lo que dijo Darwin, y los sofismas interesados sobre creación no pueden hacernos olvidar que el darwinismo siempre ha postulado una variación heredable independiente de la selección. La selección crea al acumular variación surgida de otros procesos, entre ellos las mutaciones, la recombinación y, por qué no, la simbiogénesis. Otra vez nos topamos con argumentos pretendidamente heterodoxos que confunden más que aclaran. De hecho el libro está plagado de frases en las que los autores se ven obligados a hablar de selección natural de relaciones simbióticas. Otra frase viene a contradecir a la anterior: "La selección natural dirige a la evolución por medio de la propagación y la eliminación de lo que ya tiene". No crea variación, pero dirige el curso de la evolución, que es justo lo que dice la teoría. ¿Pero quién ha dicho nunca que la selección crea la variación sobre la que actúa? Al final, su papel es crucial, y según la simbiogénesis, su papel es aún más importante que para los biólogos de la denostada Síntesis Neodarwinista. Mientras que para los ortodoxos, las mutaciones son cambios al azar en el material genético, para Margulis y Sagan la variación genética introducida por simbiogénesis es a su vez producto de la selección natural operando sobre microorganismos. Es decir, la selección natural dirige la variación resultante de anteriores procesos selectivos. Su pretendida heterodoxia no hace más que resaltar el importante papel evolutivo de la selección natural.

Margulis y Sagan también se enredan en ataques a la ecología evolutiva con términos poco respetuosos, pero no atienden

a sus propias contradicciones. Según ellos, los genes "egoístas" propugnados por Hamilton, Trivers y Dawkins no tienen nada que ver con los cambios evolutivos, todo se debe a la asociación de los organismos con bacterias diversas, que, eso sí, tienen genes que determinan directamente sus capacidades metabólicas. Se supone que dichos genes han prevalecido en las bacterias por selección natural, ya que no se ofrecen explicaciones alternativas. O sea, que la replicación diferencial de genes tiene algo que ver con la evolución, aunque sólo sea a través de la simbiogénesis. Los genomas según ellos están siempre dentro de células, pero resulta que una forma de transferencia de genomas entre organismos es a través de los virus, que no son células. Es decir, que los genes víricos (genes "egoístas" donde los haya) tienen que ver con la simbiogénesis. Además, Margulis ha puesto mucho énfasis a lo largo de los años en la transferencia de genomas enteros, pero existe mucho intercambio de segmentos de ADN entre organismos, especialmente entre bacterias. Aquí no hay simbiosis, sino creación de nueva variación genética gradual por vías distintas a la mutación. Critican el uso de términos derivados de la ciencia económica como cooperación, coste o beneficio, muy utilizados por los ecólogos evolutivos, como términos cargados de valores humanos y poco explicativos, pero ellos se permiten frases como: "[…] pero si una nueva partícula de vida se convierte en alimento para otra, o si es un amigo o aliado en cualquier gran batalla, o si se convierte en la beneficiaría de sombra o calor o sufre la ira de otra, depende sobre todo de la caridad de los extraños". *Amigos, aliados, batallas, beneficiarios, ira, caridad*. Los autores recurren a términos entendibles por todos para explicarse, igual que los ecólogos evolutivos a los que tanto critican.

11.7. La simbiosis como sinergia

Recientemente, el experto en sistemas complejos Peter Corning (2005) ha postulado que la simbiogénesis no es más que una expresión de un principio mucho más general que ha condicionado a la evolución biológica desde sus inicios. En su obra *Holistic Darwinism* plantea que las asociaciones entre moléculas, células y organismos han sido favorecidas sistemáticamente por la selección natural, y critica el excesivo énfasis de los neodarwinistas en la competencia de todos con todos. Este planteamiento abandona el tema del altruismo que tanto ha dado que hablar (véase capítulo 15) para proponer que la cooperación es muchas veces beneficiosa para todos los elementos participantes en comparación con la ausencia de cooperación. Desde luego, las transiciones evolutivas descritas por Maynard Smith y Szathmáry así lo indican. Esta tendencia generalizada a la asociación y posterior pérdida de autonomía de las partes asociadas se debe al efecto de las sinergias introducidas en muchos procesos por división y especialización de roles. El darwinismo holístico de Corning representa un cambio de foco en el estudio de la evolución, y deja claro que la confrontación de sinergias[7] con la selección natural suele llevar a importantes cambios evolutivos y adaptaciones clave. La selección natural favorece muchas veces la cooperación no altruista de la que todas las partes se benefician. El mensaje de Corning es que la asociación, la cooperación y los instintos sociales son también producto de la selección natural.

Margulis parece haber optado por intentar difuminar el mensaje anterior. La popularidad de las ideas de Margulis en los medios de comunicación y para algunos divulgadores estriba precisamente en las implicaciones de la cooperación entre organismos y genomas para explicar la evolución. Si el motor de la evolución es la sinergia entre organismos y no la competencia, como postulaba Darwin, estamos salvados. Si la naturaleza es toda cooperación, aplicando la falacia naturalista de que

lo que es *es* lo que *debe ser*, podemos albergar esperanzas sobre sociedades humanas regidas únicamente por la cooperación y el altruismo. Como he leído en alguna entrevista a científicos, los entrevistadores a menudo expresan opiniones como "aunque el lamarckismo no fuera verdad, debería serlo" (se supone que permitiría crear más rápidamente al "hombre nuevo" por transmisión genética de cultura solidaria). Con la simbiogénesis encontramos una simpatía similar. Por fin una teoría que postula cooperación por todos lados. Lo que se olvida, pero se puede leer entre líneas en todo el libro de Margulis y Sagan, es que esa cooperación que lleva a los delirios místicos sobre Gaia, en realidad se rige por los mismos procesos de competencia descarnada que postulaba Darwin. Los organismos que se asocian a otros, consiguen prosperar porque compiten favorablemente con aquéllos que no han integrado sus genomas, que acaban sucumbiendo. Cuando dos empresas se asocian para aprovechar sus sinergias (y Margulis emplea a veces el símil de las empresas y consorcios), lo hacen para desbancar a otras empresas, y así se crean los monopolios y las grandes multinacionales que rigen actualmente los destinos de la humanidad. No hay competidor más feroz que el consorcio de varias empresas.

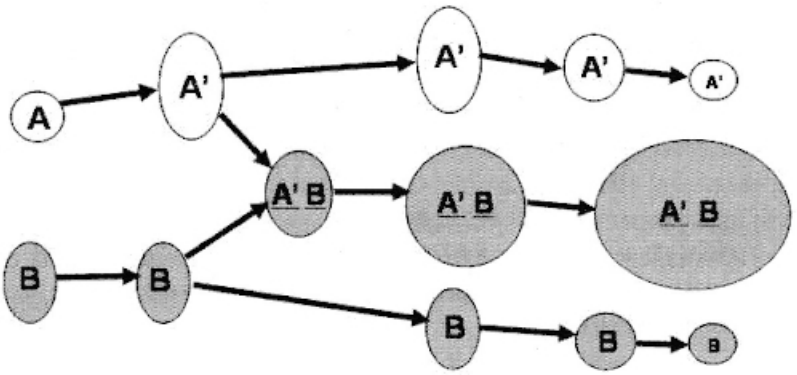


FIGURA 63. La simbiogénesis implica que el organismo A muta a una forma compatible al integrarse en B. Una vez producida la integración con éxito, el organismo compuesto puede acabar eliminando por competencia a sus ancestros (el tamaño de los círculos indica el tamaño de sus poblaciones). Este modelo no es tan bonito como el cuento del hermanamiento universal, sino que se parece más a la fusión de empresas en grandes corporaciones.

11.9. No hay lección moral en la simbiosis

También se olvida que los parásitos son simbiontes y que viven íntimamente asociados a sus hospedadores, a los que por definición no hacen ningún bien. Hay más organismos parásitos que simbiontes beneficiosos. En ocasiones, los límites entre mutualismo, comensalismo y parasitismo son difusos. Nuestras bacterias simbiontes nos pueden dar un susto si algo en el sistema inmunitario falla. El sistema inmunitario necesita controlar nuestras bacterias para que no invadan ámbitos vedados a su actividad. Sistemas tan complicados como el sistema inmunitario de los animales ha surgido para controlar y combatir a la inmensa cantidad de organismos (muchos son las tan admiradas bacterias de Margulis) que sin dichos sistemas nos destruirían en poco tiempo. Muchos genomas adquiridos provienen de lo que inicialmente fueron parásitos pero que pudieron ser controlados. De hecho, Margulis y Sagan reconocen, en varios

pasajes de su obra, que las interacciones simbióticas pudieron iniciarse como depredación fallida o parasitismo. Así pues, una vez más, no hay lección moral alguna que extraer del funcionamiento de la evolución.

12

ESPECIACIÓN ADAPTATIVA: DARWIN SÍ OFRECIÓ UNA EXPLICACIÓN AL ORIGEN DE LAS ESPECIES

> […] Consecuentemente no puedo dudar que en el transcurso de muchos miles de generaciones las más diferenciadas variedades de cualquier especie siempre tendrían la mayor probabilidad de éxito y de aumentar en número, y por tanto de suplantar a las variedades menos diferenciadas; y las variedades, cuando se diferencian mucho entre sí, toman la categoría de especies. (Charles Darwin, 1859)

12.1. El supuesto "despiste" de Darwin

A menudo se lee que lo único evolutivamente importante que no trató Darwin fue el origen de las especies, a pesar del título de su obra. Así, Coyne Y Orr (2004), en su monografía sobre la especiación, afirman que "sin embargo, su *magnum opus* permanece prácticamente en silencio sobre 'el misterio de los misterios', y lo poco que dice sobre este misterio es considerado por la mayoría de los evolucionistas modernos como confuso o erróneo". Margulis y Sagan (2003) lo expresan así: "Sorprendentemente […] quedaba claro que en 500 páginas de texto apretado la cuestión del título […] había sido totalmente evitada, abandonada, ignorada o tímidamente olvidada". Podríamos citar a otros autores, pero la lista de ocurrencias sería demasiado larga. Además, ciertos comentaristas afirman que los que dicen lo contrario, no han leído el texto original y sólo se han fiado del título, al pensar que Darwin había explicado lo que supuestamente se había propuesto esclarecer. Hay dos argumentos que se confunden en estos autores: *a)* que Darwin no tenía una teoría original sobre mecanismos de especiación porque confundía especiación con adaptación, y *b)* que la teoría de Darwin sobre especiación no se sostiene. En este capítulo voy a intentar demostrar que el primer aserto es totalmente falso, ya

que Darwin fue el primero en proponer lo que hoy denominamos *especiación adaptativa*, y que el segundo aserto se ve amenazado por avances teóricos y empíricos. La teoría original de Darwin ha resucitado en los últimos años y promete una nueva visión del origen de las especies no necesariamente ligada a accidentes y vicisitudes geográficas.

12.2. Darwin plantea las condiciones necesarias para el aislamiento reproductivo

Veamos a qué puede deberse este tópico sobre el supuesto despiste de Darwin. El capítulo IV en la primera edición del *El origen de las especies* se titula "Selección natural". Dado que la especiación para estos modernos autores no está directamente relacionada con la selección natural que opera en poblaciones, sino que necesita aislamiento genético o la simbiogénesis o algún otro proceso ajeno a la selección, buscarán en otros capítulos. Curiosamente no hay ningún capítulo titulado "Especiación". ¿Cómo se le ha podido pasar a este hombre dedicar un capítulo al tema? Pero veamos qué temas trata el capítulo IV. En la página 101 (de la edición original) se inicia un apartado titulado "Circunstancias favorables para la Selección Natural". En las páginas 102-103 se detalla cómo pueden mantenerse separadas distintas variedades geográficas sin mezclarse y producir híbridos, lo que rompería la adaptación a las condiciones de vida de cada localidad. Esta argumentación está en la base de los actuales modelos de especiación alopátrida. Claramente se expone que el cruzamiento contrarresta la acción de diversificación de la selección natural en simpatría, justamente lo que tratan los más modernos modelos de especiación simpátrida. También explica por qué en animales muy móviles, para los que el cruzamiento entre individuos provenientes de localida-

des con distintas condiciones es frecuente, como las aves, se necesita separación geográfica para permitir la divergencia debida a selección natural. Las condiciones en que se puede producir aislamiento genético son detalladas a continuación como "diferentes hábitats, reproducirse en temporadas ligeramente distintas, o variedades similares (quiere decir aquí individuos fenotípicamente similares) prefiriendo aparearse entre sí". Si vamos a la monografía de Coyne y Orr, vemos que ellos dedican un capítulo entero al aislamiento ecológico y describen el aislamiento por preferencia de hábitats y aislamiento temporal, justo en el orden en que los describía Darwin. Además el apareamiento concordante que menciona es la base de los modelos de especiación simpátrida. Es evidente que Darwin tenía muy claras en su mente las condiciones que favorecían la divergencia de variedades hasta alcanzar el pleno aislamiento reproductivo, y que ni a Mayr ni a Dobzhansky (por no decir a Coyne y Orr) se les ocurrió nada radicalmente nuevo en este sentido.

En la página 105, Darwin sigue adelantándose en un siglo a su tiempo, y describe claramente cómo el aislamiento geográfico favorece que la selección natural diferencie a las poblaciones e impida el cruzamiento entre ellas, además de reducir la competencia con variedades mejor adaptadas. También presagia toda la discusión entre los que, como Fisher, defienden que la selección actúa mejor en poblaciones grandes porque hay más variación genética (la postura claramente enunciada por Darwin) y los que, como Mayr consideran que es necesario el aislamiento de pequeñas poblaciones para inducir revoluciones genéticas (especiación peripátrica, véase capítulo 6). Darwin está claramente describiendo la formación de nuevas especies, no el sexo de los ángeles. En la página 106 vuelve a enunciar un principio muy popular más de un siglo después, el de la Reina Roja: "[…] y si alguna de estas numerosas especies se modifica y mejora, otras tendrán que mejorar en un grado correspondien-

te o serán exterminadas". Aunque Darwin se exprese como un criador de ganado con su concepto de mejoras, está hablando claramente de las carreras de armamento y de las interacciones ecológicas que inducen modificación (moverse para seguir en el mismo sitio, como el personaje de *Alicia en el país de las maravillas*, capítulo 4[8]).

12.3. La verdadera teoría sobre especiación de Darwin

En la página 111, se introduce una sección sobre "Divergencia de caracteres". Es aquí donde Darwin presenta su teoría sobre especiación por selección natural. Afirmen lo que afirmen los que se sorprenden ante el despiste de Darwin, es una teoría sobre el origen de las especies. Empieza describiendo las variedades (hoy llamadas subespecies) como especies incipientes. Luego se pregunta cómo puede una variedad convertirse en nueva especie. Descarta el azar y se refiere a la selección de nuevas variedades por los ganaderos y criadores. Como veíamos en la cita inicial, Darwin percibía una ventaja en la diversificación en sí misma, al ocupar las distintas variedades nuevos y desocupados nichos ecológicos. Aquellos individuos más distintos de sus progenitores podrían acceder a recursos menos explotados por la mayoría de los individuos de la población. Esto se llama en el vocabulario evolucionista actual *selección dependiente de la frecuencia*. Si la mayoría hace algo, será favorable hacer algo diferente. Esta selección se agota cuando la nueva forma de vida se hace frecuente. Esta selección induce continua divergencia, que puede conducir a especiación.

En la página 115, Darwin establece una analogía entre división de tareas en un organismo pluricelular y diversificación ecológica en una comunidad de organismos. Las tareas requieren diferentes adaptaciones, y los organismos se diversifican

para evitar la competencia y adquieren dichas adaptaciones. En el transcurso de dicha diversificación ecológica terminan inevitablemente por formar nuevas especies. Aunque en ocasiones parece que Darwin está describiendo una especie de selección a nivel de comunidades o ecosistemas (funcionan mejor las comunidades de organismos diversificados), el razonamiento se basa en una ventaja individual. Como los individuos compiten más con los más similares que con los más diferentes, siempre será favorecido por la selección tener descendientes un poco diferentes a la mayoría de miembros de su especie y que encuentren nuevas formas de vida para las que haya menos competencia, o si la hay, que sea con organismos muy diferentes y peor adaptados de otros grupos.

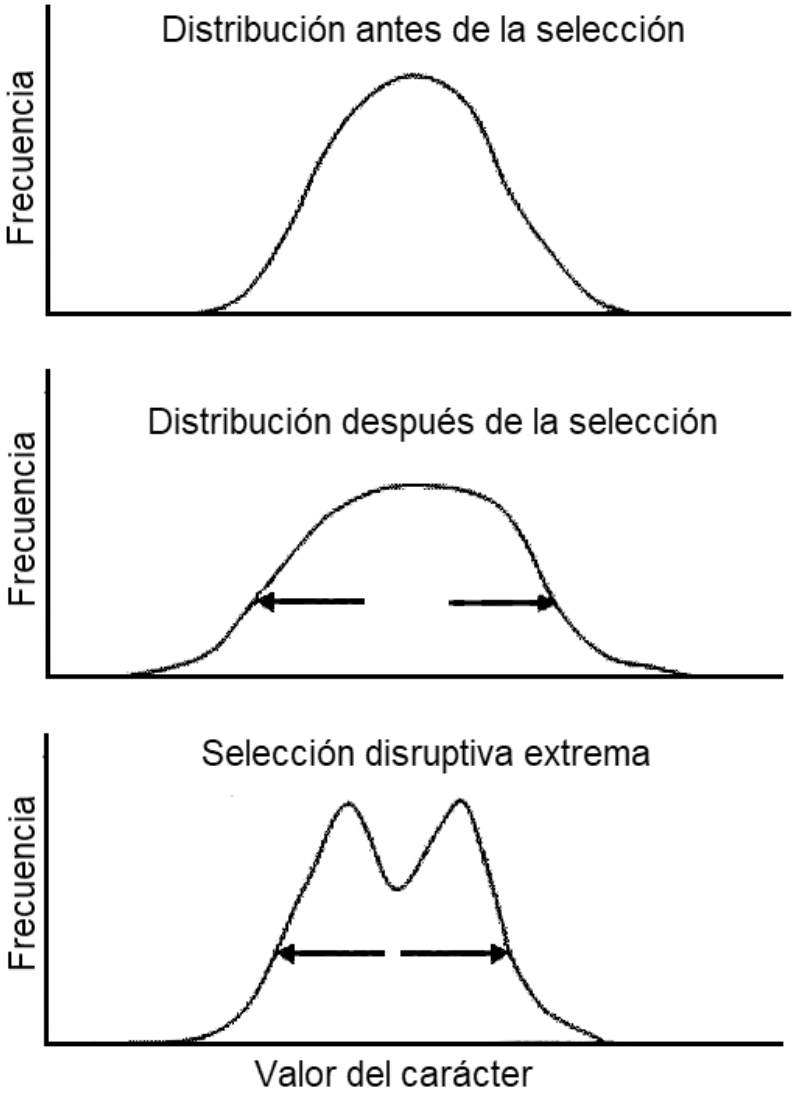


FIGURA 64. Si hay más competencia por los recursos más abundantes, puede resultar favorecido explotar recursos en los extremos de la distribución. Esta selección llamada "disruptiva" depende de la frecuencia, ya que favorece inicialmente a los fenotipos menos comunes. Puede determinar la separación en dos formas distintas. La idea fue planteada por Darwin para explicar por qué se favorecería la divergencia en ambientes competitivos, divergencia conducente a especiación como subproducto.

Y de aquí pasa Darwin a describir en detalle su famoso diagrama del árbol de diversificación, la única ilustración del li-

bro, y la que ha dado lugar a debates como el de gradualismo-puntuacionismo (véase capítulo 6). En los pequeños abanicos de formas que derivan de cada especie por divergencia, las más diferenciadas entre sí suelen sobrevivir al poder evitar la competencia en mayor medida que las otras. A lo largo de las generaciones, la divergencia se va haciendo lo suficientemente importante como para conducir al umbral de especiación. No hay ninguna transición brusca en el proceso de divergencia morfológica (ahora diríamos *genética*) que acaba produciendo nuevas especies. Como veíamos en el capítulo 6, esto es lo que se ha comprobado al asociar la diversificación específica con divergencia morfológica, cromosómica o genética: no hay ningún salto detectable en la transición desde pequeñas variaciones entre individuos de una población hasta diferencias entre especies. Ello no quiere decir que la divergencia sea necesariamente lenta en términos geológicos o que se produzca a una velocidad constante. De hecho. Darwin dibujó el árbol con líneas que divergían con diferentes elevaciones o velocidades, y su escala temporal era arbitraria como señala en la página 120 (si cambiamos la escala temporal en su diagrama, las variedades serían especies o viceversa). La imagen también ilustra que para Darwin existía un continuo cambio anagenético independiente de la ramificación de nuevas formas. Es decir, la especiación era un simple producto del cambio anagenético continuo inducido por selección natural. No ocurría nada especial durante la especiación, y de hecho el proceso sólo podía ser detectado *a posteriori*, no mientras se producía. También había formas que no se modificaban para encontrar nuevos nichos y que permanecían por tanto inalteradas, mientras las otras se multiplicaban y divergían. A una escala temporal amplia, estas formas se convertirían en los llamados fósiles vivientes. Por último, las especies con ancestros más próximos en el tiempo serían identificadas como del mismo género teniendo en cuenta la similitud

morfológica, debido a que habrían divergido menos entre sí. Sólo así, los géneros identificados por su similitud anatómica pollos taxónomos clásicos tendrían validez filogenética, al coincidir parentesco evolutivo con parecido morfológico. Para explicar por qué la divergencia y multiplicación de formas orgánicas no llevaba a la saturación del espacio morfológico y a una continuidad total de la variación existente de modo que apenas pudieran identificarse tipos distintos, Darwin recurrió a la extinción de muchas formas en la continua competencia por los limitados recursos disponibles (y siempre hay limitación, no lo olvidemos en esta arrogante era tecnológica). Las líneas verticales en los abanicos de formas divergentes representan, en el famoso esquema del libro, las formas ancestrales que no se modifican, mientras otras variedades divergen. En la mayoría de los casos, Darwin las hace extinguirse al poco de separarse de otras líneas, empujadas a la desaparición por las más competitivas formas divergentes, las de los extremos de los abanicos. Normalmente, las formas más próximas con las que se establece la más fuerte competencia son las ejecutoras. Por cierto, la idea de los puntuacionistas de que sólo ellos predicen estasis morfológica (capítulo 6) se contradice con las múltiples líneas verticales en el diagrama del *El origen de las especies*.

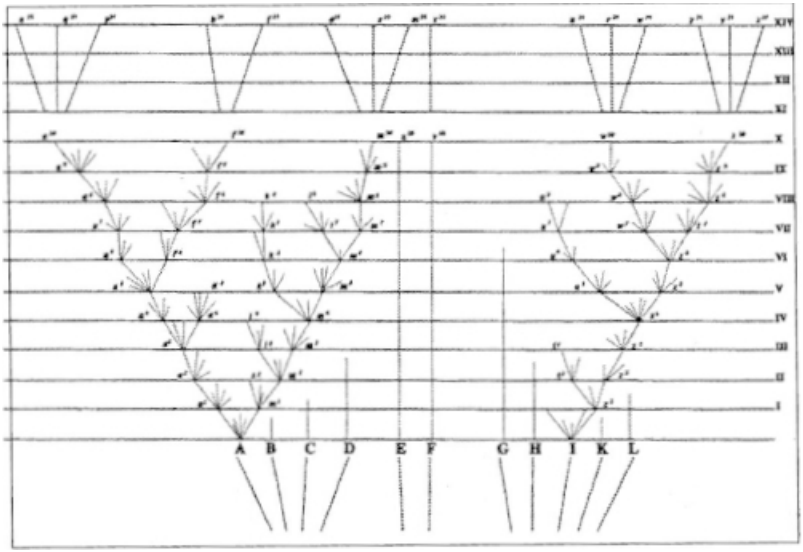


FIGURA 65. El único diagrama de *El origen de las especies*. Obsérvense las diferentes velocidades evolutivas a las que se modifican las distintas ramas observables como diferentes pendientes (como en todos estos diagramas, el tiempo es el eje vertical de abajo arriba, mientras que el eje horizontal implica modificación evolutiva en algún carácter), y la existencia de estasis total en algunas de ellas (*ramas verticales*). Fuente: www.indiana.edu.

Para Darwin, por tanto, el árbol de la vida es el producto de la selección natural favoreciendo en todo momento la ocupación de nuevos espacios ecológicos, de nuevas formas de ganarse la vida. ¿Pero no deberían en algún momento haberse ocupado todos los posibles e imaginables nichos del mundo orgánico? ¿No debería pararse por tanto el motor del cambio evolutivo basado en la divergencia ecológica y en la selección dependiente de la frecuencia? Como había señalado antes, los nichos dependen de la evolución de otras formas orgánicas, y por tanto, no hay un esquema fijo y estable de posibles formas de obtener recursos del medio. La Reina Roja no para nunca en su loca carrera hacia ninguna parte. Además, los cambios ambientales inducidos por procesos geológicos, atmosféricos o planetarios modifican continuamente el tablero de juego para los organismos enredados en una maraña complejísima de interacciones

ecológicas. El motor del cambio evolutivo no se para nunca mientras haya vida sobre el planeta (es ilusorio pensar que vamos a poder pararlo y adaptarlo a nuestros intereses). Darwin termina el tratamiento del origen de las especies por selección natural con su símil del árbol de la vida: "Así como las yemas crecen para dar lugar a nuevas ramas, y éstas, si son vigorosas, se ramifican y cubren por todas partes a otras ramas más débiles, así ha acaecido con el gran Árbol de la Vida, que llena con sus ramas muertas y quebradas la corteza de la tierra y cubre su superficie con sus bellas y pujantes ramificaciones".

12.4. Teorías alternativas a la especiación adaptativa

Darwin tenía pues una teoría sobre el origen de las especies descrita a lo largo de más de 20 páginas de su famosa obra. Entonces, ¿por qué esa insistencia en afirmar que no tenía una teoría porque fue incapaz de generarla? La exégesis detallada del capítulo IV, desarrollada en los últimos párrafos, debería ser innecesaria, porque todos han podido leer esas páginas durante el último siglo y medio. Sólo hay dos interpretaciones posibles: primera, los críticos no han leído la inmortal obra de Darwin o han omitido leer el capítulo IV, al no ver la palabra *especiación* en su título; o segunda, los críticos quieren llevarse los laureles de haber desarrollado una teoría alternativa o simplemente quieren apoyar una teoría nueva. Siempre sera un mérito desarrollar una idea que no se le hubiera ocurrido ya al fundador de la teoría de la selección natural (hay muy pocas en la biología evolutiva actual y muchas de ellas son descabelladas).

¿Pero, cuáles son las teorías vigentes sobre mecanismos de especiación alternativas a la de la divergencia ecológica por selección natural enunciada por Darwin? En primer lugar estaba la teoría mutacionista enunciada por los genetistas que redes-

cubrieron las leyes de Mendel a principios del siglo pasado, especialmente por De Vries y Bateson. Para ellos, las mutaciones en genes mendelianos, es decir, con fuertes efectos sobre el fenotipo, podían producir nuevas especies de un golpe, sin necesidad de pequeñas modificaciones seleccionadas por el ambiente. La versión del mutacionismo representada por los "monstruos esperanzados" de Goldschmidt ya ha sido comentada (capítulos 5 y 8), y consistía en explicar la especiación por el efecto sobre el fenotipo de macromutaciones o grandes y bruscos cambios genéticos. Los puntuacionistas, herederos de la tradición mutacionista, postulan las revoluciones genéticas de Mayr como inductoras de saltos fenotípicos bruscos que determinan la especiación. La especiación en sí misma está directamente asociada a cambio fenotípico, aunque se postula algo más complejo que los monstruos o las macromutaciones. Serían cambios en las relaciones epistáticas entre componentes de genotipos integrados. Ninguno de estos modelos se sostiene a la luz de los nuevos conocimientos en genética, especialmente en genética del desarrollo (véanse capítulos 8 y 9). La especiación por simbiogénesis simplemente postula un mutacionismo ecológico basado en incorporación de genes por transmisión horizontal. La validez de este modelo no ha sido demostrada, pero no puede explicar la mayoría de los casos de formación de nuevas especies en las que no se detecta ninguna intrusión genética nueva. De hecho, no se ha confirmado ningún caso de especiación por simbiogénesis en organismos pluricelulares.

Pasemos a modelos más enraizados en la moderna genética. Hay que mencionar que los modelos que vamos a tratar a continuación se refieren a especies biológicas, no a especies morfológicas, ecológicas o filogenéticas (es decir, definidas por similitud morfológica o ecológica o por ascendencia común). El concepto biológico de especie, desarrollado por Dobzhansky y Mayr, se refiere a conjuntos de poblaciones con capacidad de

intercambio reproductivo entre sí pero con ausencia de intercambio con otros conjuntos. La capacidad puede observarse o constituir un potencial por demostrar (como entre poblaciones de organismos similares con áreas de distribución separadas). Los genetistas de la Síntesis, encabezados por Dobzhansky y Muller, pusieron el énfasis en el aislamiento genético para explicar cómo podía producirse la divergencia postulada por Darwin. Sin aislamiento genético, la mezcla de características entre variedades impediría la especiación. El aislamiento genético podía deberse a separación geográfica o a cualquier impedimento para el movimiento de individuos o propágulos. Éste es el modelo de la especiación en alopatría o alopátrida, tan furiosamente defendido sobre todo por Ernst Mayr. Mayr se refirió al debate entre Darwin y el naturalista alemán Moritz Wagner, en el que el último defendía la absoluta necesidad de separación reproductiva para permitir la divergencia conducente a la especiación, frente a la idea de Darwin de que la selección natural podía promover por sí sola la divergencia basada en la variación fenotípica existente en todas las poblaciones. Darwin fue por tanto el primero que propuso en su modelo adaptativo la especiación en simpatría o simpátrida, es decir, la divergencia entre individuos de una misma población que tienen la posibilidad de reproducirse entre sí. Mayr y la mayoría de los genetistas de poblaciones ha considerado tradicionalmente a este modelo de especiación como una enfermedad juvenil de todo estudioso de la especiación, enfermedad que acaba por pasarse.

FIGURA 66. Ernst Mayr (1905-2005) fue uno de los artífices de la Síntesis Moderna y uno de los principales pensadores evolucionistas del siglo XX. Sin embargo, su énfasis en que la especiación requiere aislamiento genético previo puede no perdurar. Fuente: E. Mayr, *What Makes Biology Unique?*, 2004 [Fotografía de C. y D. Frith].

Sin embargo, recientemente ha surgido una escuela de teóricos, genetistas y naturalistas que han rescatado la teoría de Darwin (aunque algunos no sepan que el modelo data de 1859) del olvido en que se había sumido con el triunfo del modelo alopátrico de Dobzhansky y Mayr durante la segunda mitad del siglo XX. Actualmente existen libros especializados sobre especiación simpátrida, especiación adaptativa y especiación ecológica en simpatría, modelos todos descritos en el capítulo IV de *El origen de las especies*. Veamos las diferencias entre estos conceptos, no claramente delimitados por Darwin en el tratamiento original.

12.5. Especiación simpátrida

Especiación simpátrida se refiere, como hemos visto, al componente biogeográfico de la producción de nuevas especies. Si hay aislamiento geográfico que impide o dificulta el intercambio genético entre individuos de distintas variedades cuando se produce la especiación, se trataría de especiación alopátrida, la más común según la mayoría de los expertos actuales. En caso contrario, sería especiación simpátrida. Darwin resalta la importancia del aislamiento en un párrafo en las páginas 104-105, pero a continuación concede una mayor importancia al tamaño del área de distribución como factor favorable a la especiación. Es decir, que aunque defiende que "el aislamiento es de considerable importancia en la producción de nuevas especies" (alopatría), se inclina por creer que poblaciones ampliamente distribuidas se enfrentarán a una mayor diversidad de condiciones ecológicas y presentarán una mayor variación heredable que permita la divergencia (simpatría). No se detecta ninguna confusión en su pensamiento. La importancia de la especiación en simpatría es un tema de rabiosa actualidad y objeto de un debate que va desde su defensa (Schiltzhuizen, 2001) hasta la negación de su importancia (Coyne y Orr, 2004). Más de un siglo tras el debate Darwin-Wagner y varias décadas después de su certificado de defunción por Mayr, la especiación simpátrida sigue levantando controversia.

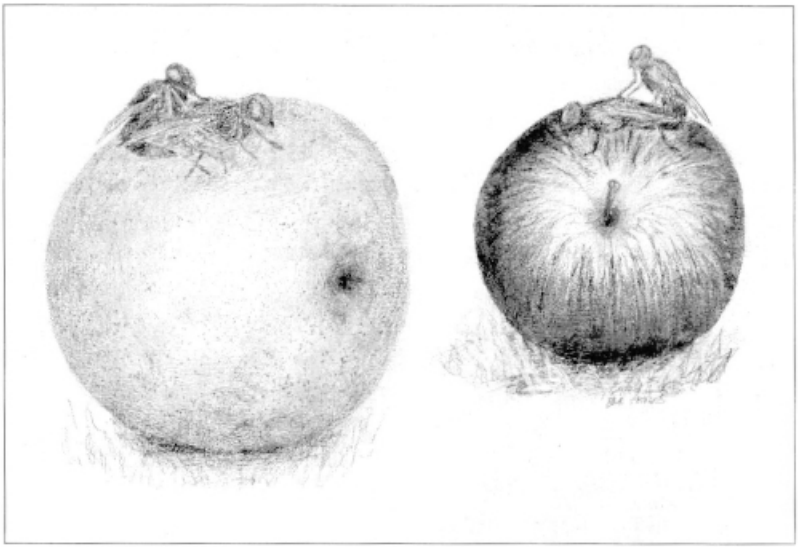


FIGURA 67. Si surge en una población de moscas adaptadas a un tipo de frutas una variante adaptada a otro tipo, y los individuos se aparean sobre los frutos preferidos, puede surgir aislamiento reproductor en simpatría. Esta idea subyace a la divergencia ecológica postulada por Darwin pues, para él, utilizar un tipo de recurso menos explotado siempre sería favorecido.

12.6. Especiación adaptativa

La especiación adaptativa es la debida a una divergencia promovida directamente por la selección natural disruptiva, en un contexto de interacciones biológicas dependientes de la frecuencia, y ha sido principalmente expuesta en modelos teóricos recientes por Dieckmann y Doebeli (1999) y otros autores. La idea básica de estos modelos es que cuando la selección depende de la frecuencia de distintos fenotipos en una población, lo que es óptimo en un momento evolutivo puede no serlo en el futuro, porque la composición fenotípica de la población cambia por selección. Imaginemos una población de pinzones que coloniza una isla y se adapta a explotar una serie determinada de tamaños o durezas de semillas según las características de

sus picos. Habrá más individuos adaptados a explotar las más abundantes semillas de tamaño medio debido a selección direccional. Esta selección determinará que habrá una mayor competencia por estas semillas, favoreciendo escapar de la competencia explotando semillas en los extremos de la distribución. Lo que era favorable porque el recurso era más abundante, deja de serlo cuando hay demasiados individuos compitiendo por el recurso. Después de un tiempo, los individuos sometidos a menor competencia, que explotan semillas muy grandes o muy pequeñas, se verán favorecidos: un caso de selección disruptiva[9]. En ese momento, la población puede separarse en dos fenotipos tan distintos que, o bien sufran aislamiento ecológico (caracterizado por Darwin como separación de hábitat, fenológico o apareamiento concordante), o bien sean tan diferentes genéticamente que sus híbridos sean inviables o infértiles. En este último caso habrá selección a favor de evitar apareamientos híbridos por un proceso definido por Dobzhansky como reforzamiento, lo que completará el aislamiento reproductivo. La divergencia genética que lleva a problemas durante el desarrollo, o a su incapacidad para generar gametos viables, no es seleccionada, sino que es el simple producto de mutaciones distintas en las dos poblaciones que resultan en incompatibilidades de funcionamiento cuando se unen en un híbrido (el modelo de Dobzhansky-Muller). La especiación es el resultado de la adaptación a distintos nichos ecológicos que no existían previamente, sino que son creados por la propia divergencia; mejor dicho, los nichos creados formaban parte de un nicho mayor que los englobaba. Éste es el modelo de divergencia de caracteres de Darwin, remozado y basado en ecuaciones y nuevos conocimientos. Su viabilidad o generalidad es objeto de debate, pero no cabe duda de que Darwin propuso un modelo de especiación que merece la edición de libros enteros y atrae el interés de numerosos biólogos evolutivos en la actualidad. Una vez

más, parece que se han infravalorado las aportaciones de Darwin, y que hay que recuperarlas al cabo de siglo y medio de olvido y ostracismo. Ello demuestra que muchas teorías son despreciadas durante largo tiempo porque los conocimientos y técnicas no están a la altura de la propuesta. Ni había modelos matemáticos sobre selección dependiente de la frecuencia y selección disruptiva, ni suficientes conocimientos ecológicos para comprender que la divergencia ecológica puede ser favorecida por sus propios méritos.

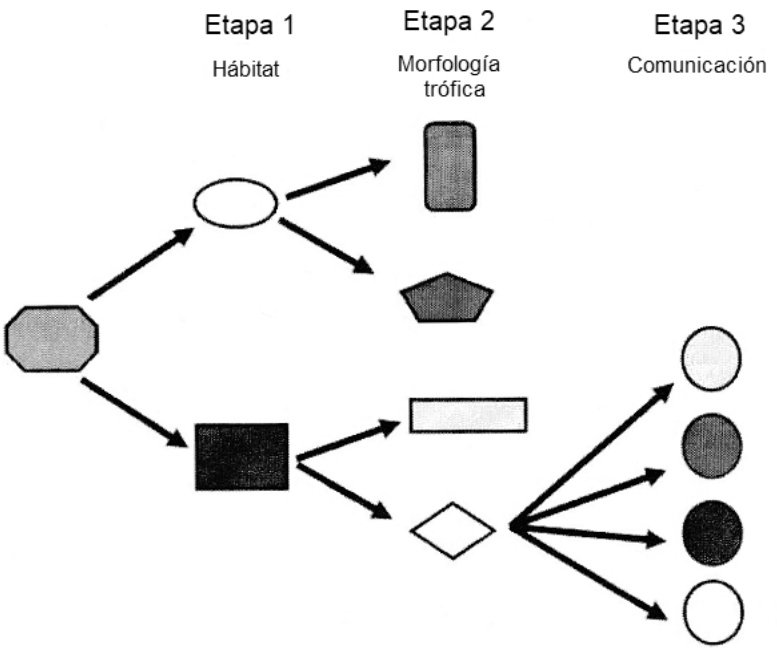


FIGURA 68. Modelo de radiación en vertebrados de Streelman y Danley (2003), que plantea una divergencia inicial en relación al hábitat, una divergencia subsiguiente en la morfología trófica y una última radiación relacionada con la señalización y la selección sexual. Distintas formas geométricas y tonos corresponden a diferentes especies. Las dos primeras fases hacen referencia a especiación ecológica, y todas ellas pueden ser adaptativas en simpatría o consumarse en alopatría. En todos los procesos actúa la selección natural, incluida la selección sexual. (Basado en Streelman y Danley. 2003).

12.7. Especiación ecológica

La última propuesta enraizada en la teoría original de Darwin es la de la especiación ecológica. El énfasis no está aquí en el patrón biogeográfico ni en el tipo de selección que favorece la formación de especies, sino en los factores selectivos que la determinan. En este modelo, el aislamiento reproductivo evoluciona como una mera consecuencia de adaptación divergente a diferentes nichos o ambientes ecológicos. Así lo define Dolph Schluter (2000) en su libro sobre radiaciones evolutivas, y así hubiera definido Darwin su teoría sobre especiación si el término *ecología* o *ecológico* hubiera existido entonces. La especiación ecológica no es necesariamente debida a selección disruptiva, ni tiene por qué producirse en simpatría. Simplemente requiere que la adaptación de variedades fenotípicas a distintas condiciones ambientales (geográficamente separadas o juntas) conlleve una divergencia genética que, irremediablemente, induzca aislamiento antes o después del apareamiento. En el primer caso, los sexos de dos variedades no se atraen sexualmente, mientras que en el segundo las incompatibilidades genéticas son suficientes para hacer inviables o infértiles a los híbridos. Hay que resaltar que el modelo alopátrico de Mayr describe la especiación por separación en distintos ambientes, pero la divergencia genética que lleva al aislamiento reproductivo no es una consecuencia ineludible de la adaptación ecológica a dichos ambientes, sino que puede ser una consecuencia de la selección sexual (cambios en preferencias sexuales) o de la deriva genética (cambios aleatorios en frecuencias génicas en las distintas poblaciones). Es decir, la especiación alopátrida sólo es ecológica si la selección natural no sexual determina los cambios que acaban produciendo aislamiento.

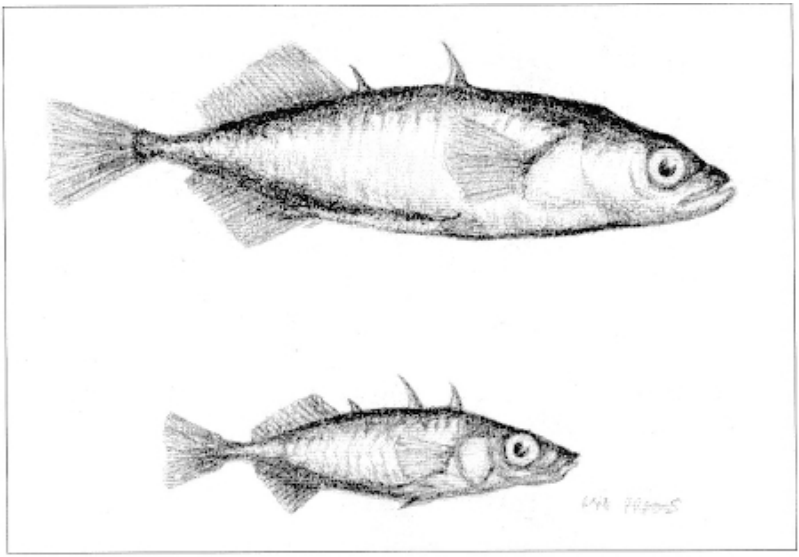


FIGURA 69. En varios lagos de Canadá se ha repetido el proceso de invasión de la forma marina del espinoso *Gasterosteus aculeatus*, divergencia hacia formas más grandes y adaptadas al fondo (bentónicas), reinvasión y, por último, divergencia en simpatría hacia formas grandes bentónicas y pequeñas limnéticas (aguas abiertas). El proceso se puede estudiar en el ADN.

Un ejemplo de la mezcla de procesos alopátricos y simpátricos en la especiación ecológica es el de los peces espinosos de algunos lagos en Columbia Británica estudiados por Schluter (2000). Espinosos marinos invadieron estos lagos en un momento de elevación del nivel del mar a finales del Pleistoceno y divergieron de las poblaciones marinas en alopatría por adaptación al nuevo ambiente. Una segunda invasión de espinosos marinos determinó una competencia por los recursos entre invasores y oriundos, que conllevó la selección dependiente de la frecuencia a favor de una mayor divergencia de los oriundos hacia fenotipos más diferentes de los de los invasores (ahora en simpatría). Este proceso se repitió en paralelo en tres sistemas lacustres, y llevó en cada uno de ellos a dos especies, una de gran tamaño y habitante de los fondos y otra más pequeña y habitante de las aguas abiertas. Es un ejemplo de especiación

alopátrida y luego simpátrida, ecológica tanto en la adaptación de los oriundos a la vida lacustre como en la divergencia ecológica posterior a la segunda invasión, y adaptativa durante dicha fase de divergencia. Darwin propuso un modelo de especiación ecológica y adaptativa en simpatría, aunque no descartó la especiación ecológica en alopatría.

12.8. La plasticidad fenotípica favorece la especiación

Un factor que puede favorecer la especiación adaptativa en simpatría es la plasticidad fenotípica (capítulo 9), al permitir la divergencia de distintas formas de una misma especie cuando se enfrentan a un gradiente amplio de condiciones ecológicas. Si no hay plasticidad, la divergencia debe esperar a la aparición de nueva variación genética. Con plasticidad, la divergencia es inmediata y permite una posterior selección de genes que favorecen o facilitan los fenotipos apropiados en cada ambiente. Por ejemplo, en los lagartos *Anolis* del Caribe, Jonathan Losos (2004) observó que ejemplares que crecen en ambientes con soportes estrechos desarrollan miembros posteriores más cortos que individuos que crecen usando soportes más anchos. El estudio de poblaciones establecidas experimentalmente a partir de una misma población en distintos islotes de las Bahamas (Losos *et al.*, 1997), 15 años después de su fundación, mostró que la divergencia con respecto a la población de origen dependió de las diferencias en cuanto a la estructura de la vegetación entre el hábitat original y el de cada uno de los islotes. Cuanto más distinta era la vegetación en cuanto a la disponibilidad de ramas gruesas y finas con respecto al hábitat común original, mayor era la divergencia en la longitud de los miembros posteriores. Una interpretación posible es que en 15 años se produjeron procesos microevolutivos que determinaron la divergen-

cia adaptativa. Otra alternativa más plausible es que la plasticidad fenotípica observada permitió a los lagartos adaptarse rápidamente a los nuevos hábitats en los islotes. Una vez en dichos hábitats, la conducta de los lagartos podría cambiar, y al surgir nuevas mutaciones que afectaran a la morfología, éstas podrían ser seleccionadas para favorecer las nuevas conductas. Las inicialmente pequeñas diferencias debidas a plasticidad, acabarían resultando en diferencias mayores conducentes a la especiación. Éste es el escenario contemplado por Baldwin, Schmalhausen y West-Eberhard. Sin embargo, la acomodación genética acabaría por erosionar a la plasticidad, que tendría que ser continuamente recreada. La reducción de la plasticidad durante el proceso de divergencia ocurriría porque es costosa si la capacidad de utilizar dos nichos constriñe de algún modo la posibilidad de mejorar la eficacia de explotación en cualquiera de los nichos alternativos. El que mucho abarca, poco aprieta. La conclusión sería que la plasticidad fenotípica no sólo facilita la adaptación y el cambio anagenético, como veíamos en el capítulo 9, sino también la especiación y la cladogénesis.

12.9. La selección como parte implicada en cualquier modelo realista de especiación

Es muy difícil demostrar si la especiación adaptativa, ecológica o simpátrida se ha producido con frecuencia. Coyne y Orr son partidarios de la predominancia del modelo de especiación en alopatía de Mayr, en el que la selección natural y la deriva genética determinan cambios en poblaciones aisladas por alguna barrera, que van a implicar el aislamiento reproductivo y la separación definitiva de los linajes. Por cierto, dichos cambios son determinados fundamentalmente por adaptación a las diferentes condiciones ambientales reinantes a ambos lados de la

barrera, aunque pueden deberse también a selección sexual por divergencia en los caracteres atractivos en poblaciones separadas (esta divergencia en atractivos sexuales se puede dar también en simpatía, como en ciertos peces de los grandes lagos africanos). Es decir, que una buena parte de la especiación alopátrida es especiación ecológica. El papel de la deriva genética es mucho menor según un análisis pormenorizado de la evidencia existente presentado por Coyne y Orr. Como ellos destacan, la idea puntuacionista de que la especiación se debe a la suma de deriva genética en pequeñas poblaciones aisladas y periféricas y a la reorganización drástica del genoma, no concuerda con la escasa evidencia de efectos de deriva en la divergencia y la aplastante evidencia a favor de la implicación de selección natural y sexual. Para los puntuacionistas como Eldredge (1995), la especiación permite el cambio morfológico. En realidad es una mera consecuencia del cambio adaptativo (capítulo 6). Gould (2004) ha llegado a aceptar este punto. Aunque el paradigma de la especiación alopátrida, ecológica o no, sigue reinando, las aguas de la especiación están revueltas. Las moscas frugívoras de Norteamérica y muchos otros insectos especialistas, los salmónidos de Islandia, los propios espinosos, los cíclidos de los lagos del Camerún o del Rift africano y otros ejemplos de la posibilidad de especiación adaptativa en simpatía (Schiltzhuizen, 2001; Dieckmann *et al.*, 2004) se van acumulando y van corroyendo la seguridad de los defensores del *statu quo* alopátrida. Los años venideros demostrarán si Darwin no sólo tuvo una teoría razonable sobre el origen de las especies (que la tuvo), sino además una teoría válida para explicar numerosos casos de formación de nuevas especies.

13

EL NUEVO LAMARCKISMO: LA EPIGÉNESIS COMO FENOTIPO

> Todo lo que la Naturaleza hizo adquirir o perder a los individuos por la influencia de las circunstancias en que su raza se ha encontrado colocada durante largo tiempo, y consecuentemente, por la influencia del empleo predominante de tal órgano, o por la de su desuso, la Naturaleza lo conserva por la generación en los nuevos individuos, con tal de que los cambios adquiridos sean comunes a los dos sexos, o a los que han producido estos nuevos individuos. (Jean Baptiste de Monet, caballero de Lamarck, 1809)

13.1. Un mecanismo alternativo a la selección: la instrucción directa por el ambiente

Hasta este capítulo, ninguna objeción a la teoría de Darwin sobre evolución por selección natural ha incluido un mecanismo evolutivo alternativo, sólo trabas, frenos, marcos, lagunas, interrogantes. La única teoría científica que ha planteado un mecanismo evolutivo alternativo a la selección natural es la de Lamarck, esbozada en 1809, en su breve obra *Filosofía zoológica*. Como señala la cita anterior, Lamarck contemplaba a la naturaleza, no como un agente selector, sino como un agente instructor. Las condiciones ambientales instruían al fenotipo sobre cómo desenvolverse mejor, y las características adaptativas obtenidas por instrucción pasaban a la descendencia y se iban por tanto perfeccionando[10]. Si el ambiente cambiaba, no había que esperar por tanto a la aparición de variación seleccionable. Las nuevas condiciones empezaban de inmediato a ejercer su efecto moldeador y a adaptar a los organismos al nuevo ambiente. Lamarck no contemplaba la posibilidad de extinción por falta de adaptación, pues para él todos los organismos estaban en un continuo proceso de adaptación al medio, a la vez que inmersos en un inexplicado proceso de progreso evolutivo hacia una mayor complejidad, culminado en el *Homo sapiens*. La

extinción no se podía explicar según su mecanismo, pues el ambiente producía directamente la adaptación.

FIGURA 70. Jean Baptiste de Monet, caballero de Lamarck (1744-1829), o Lamarck, fue el primer evolucionista que planteó, aunque de forma algo confusa, un mecanismo para explicar el cambio evolutivo. La herencia de caracteres adquiridos es el único mecanismo alternativo a la selección natural planteado hasta la fecha, entre una maraña de limitaciones, constricciones y juegos de azar propuestos recientemente.

Además, había un elemento de voluntarismo[11] en el mecanismo propuesto, al menos para los animales, pues éstos buscaban mediante su comportamiento las condiciones más favorables para la existencia, y este comportamiento terminaba por determinar cambios adaptativos y heredables en los órganos y estructuras (esta idea tiene algo en común con la construcción del nicho, véase capítulo 1). Es indudable que bajo esta perspectiva, todos los organismos se adaptan de inmediato al ambiente. Los patrones de extinción que jalonan la historia de la vida son inexplicables para un lamarckista convencido de la capacidad instructora del ambiente, siempre que las extinciones no pro-

vengan de una conflagración que no permita adaptarse (capítulo 4). Darwin, especialmente en las últimas ediciones de *El origen de las especies*, consideró posible la producción de variación fenotípica por el mecanismo de uso y desuso, variación que podía ser heredada. Lamarck cita numerosos ejemplos de cómo el esfuerzo físico en estirar algún miembro produce directamente adaptación, pero no era a esto a lo que se refería Darwin. Como vimos en el capítulo 9, Darwin se estaba refiriendo, sobre todo, a la plasticidad fenotípica heredable, no a una acción directa del ambiente. Además, siempre consideró más importante evolutivamente la selección de variación no dirigida por el ambiente o aleatoria.

Muchos críticos del papel de la selección natural han resaltado esta contradicción en Darwin o su amplitud de miras frente al weismanismo de la genética moderna. Pero hay que tener en cuenta que, en su tiempo, no existía ninguna evidencia clara de cómo funcionaba la herencia ni la producción de nueva variación fenotípica heredable. Actualmente sabemos que los caracteres que se pierden durante la evolución, lo hacen por debilitamiento de la selección natural que mantiene los genes sin alteraciones deletéreas, no porque el desuso los haga desaparecer paulatinamente en los fenotipos (capítulo 14). Los caracteres nuevos dependen en muchos casos de la duplicación de genes existentes que permiten la utilización de la nueva copia para nuevas funciones o de la evolución reguladora (véase capítulo 8). No hay pues herencia lamarckista, sino variación aleatoria y presión selectiva. Que Darwin estaba muy lejos de ser un lamarckista se comprueba en su comentario sobre el origen de la variación seleccionable: "La variabilidad es la base necesaria para la acción de la selección, y es totalmente independiente de ella". O "con respecto a las causas excitatorias [**de la variación**] sólo podemos decir, como cuando hablamos de la así llamada variación espontánea, que se relaciona mucho más con la cons-

titución [*hoy diríamos genoma*] del organismo que varía, que con la naturaleza de las condiciones a las que se ha sometido". Darwin hubiera asentido con la cabeza ante los resultados tan poco lamarckistas de la genética del desarrollo.

13.2. La popularidad del lamarckismo: buscando la voluntad en la naturaleza

Es interesante observar cómo el mecanismo propuesto por Lamarck ha resultado mucho más atractivo para filósofos, humanistas e intelectuales de cualquier tendencia que la selección natural. En primer lugar, resalta que se puede modificar la esencia heredable de la conducta humana mediante cambios ambientales (educación, relaciones sociales, etc.). En segundo lugar muestra cómo podemos modificarnos a nosotros mismos por nuestra propia voluntad. Si queremos, podemos, como la jirafa que estira su cuello, alcanzar cualquier meta que nos propongamos. Herbert Spencer creía que los mejor dotados para la vida social (es decir, los ricos y poderosos) eran los mejor adaptados por sus propios méritos, y que estas características se heredaban y permitían un perfeccionamiento de la adaptación (si las mejoras no se heredaran, la teoría no hubiera resultado tan atractiva para sus generosos patronos). Haeckel creía que las razas y pueblos más poderosos lo eran por su voluntad de superación. Si no hay voluntad y esfuerzo, ser el más dotado obviamente carece de mérito. Spencer y Haeckel, artífices del *darwinismo social*, no eran demasiado darwinistas. De hecho Spencer juzgó poco importante a la selección natural en relación con la herencia de caracteres adquiridos. En general, el darwinismo se ha mostrado poco atractivo para espíritus conservadores[12].

Por otro lado, Marx y Engels pensaban que los seres humanos creaban sus propias condiciones de vida por su propia voluntad, y que la naturaleza humana era un puro producto social de las fuerzas económicas. El ambiente para los marxistas debía afectar a la conducta humana, de modo que, cambiando las relaciones de producción, se cambiaba la conducta. Bajo la perspectiva del ambiente como instructor y de los organismos como agentes activos de sus propias condiciones de vida, todas las utopías políticas son posibles. Si el cambio evolutivo se rige por el lento, ciego y torpe mecanismo de la selección natural de propensiones genéticas, queda poco espacio para las utopías. Bajo Stalin, el lamarckista Lysenko prohibió la genética por su incorrección política e hizo ejecutar a sus practicantes. Las utopías del siglo XX (raciales o sociales), basadas todas ellas en ideologías sobre la superación de las debilidades humanas por la fuerza de la voluntad (simbolizada en el filme *El triunfo de la voluntad* sobre el apogeo nazi y en los grandes murales de forzudos obreros y campesinos que avanzan imparables hacia la utopía), han llevado a auténticos desastres humanos. Si las debilidades humanas son el producto de la selección natural, las utopías de cualquier tipo se desvanecen como el humo (capítulo 3). Podríamos decir que, afortunadamente, no podemos esperar que surja ninguna raza de superhombres en una breve escala de tiempo (la que interesa a los políticos). Por último hay que resaltar la diferencia entre el énfasis que se pone en las nefastas consecuencias del darwinismo social en combinación con la falacia naturalista, y la escasa asociación que se suele hacer entre lamarckismo a favor del "hombre nuevo" y los múltiples desastres promovidos por los partidarios de las utopías políticas basadas en el voluntarismo y la importancia del ambiente durante el último siglo. En realidad, la dictadura del ambiente (ejemplificada por el conductismo de *La naranja mecánica* y la dictadura

de "el Gran Hermano") es una perspectiva tan poco alentadora como la de los genes.

13.3. El neolamarckismo y la barrera de Weismann

Una vez repasada someramente la popularidad política del lamarckismo, es necesario subrayar que la teoría tuvo también una excelente acogida entre los biólogos durante buena parte de los siglos XIX y XX. Como la capacidad de la variación generada al azar para conducir a adaptación parecía insuficiente, muchos naturalistas se decantaron por los procesos rápidos, inmediatos e instructivos del lamarckismo. Casi todos los naturalistas eran lamarckistas en vida de Darwin. Fueron ellos los que se opusieron denodadamente a la genética durante sus inicios. Si eran los genes los que producían variación, era difícil ver cómo el ambiente podía instruir a los genes (tenían razón). Una de las excepciones a este extendido neolamarckismo fue el gran biólogo alemán August Weismann. Para Weismann, las capacidades heredables residían en células separadas (línea germinal) de aquéllas que interactuaban con el ambiente (soma). Dado que la línea germinal estaba separada del soma desde el nacimiento, no había ninguna posibilidad de que los cambios inducidos en el organismo por el ambiente repercutieran en la herencia. Por muchas generaciones de ratones a los que se corte el rabo, los ratones nacen con rabo[13]. Recientemente se ha resaltado que hay muchos organismos (todos los vegetales para empezar) en los que el soma y la línea germinal no se separan al inicio, por lo que el ambiente podría ejercer algún efecto sobre las características heredables. Por ejemplo, células de una parte de una planta podrían sufrir alguna mutación genética inducida por radiación, calor, etcétera. Si estas células dan lugar a una flor, los óvulos podrían contener dichas mutaciones. Ello no

quiere decir que el ambiente pueda instruir cambios adaptativos; significa que en las plantas la herencia no está tan concentrada y protegida en una línea germinal segregada como en muchos animales. En su día, las ideas de Weismann fueron valientes y heterodoxas y le valieron muchas críticas. Limpiaron el ambiente de lamarckismo fácil y establecieron las estrictas condiciones en que el ambiente podía afectar a las capacidades heredables.

13.4. El dogma de la biología molecular y el nuevo lamarckismo

El golpe más duro al lamarckismo no provino de la genética, sino de la bioquímica. En 1953 se descubrió la estructura del ADN, y en las décadas siguientes se esclareció cómo el ADN determinaba la composición química de las proteínas. De estos estudios surgió el llamado *dogma de la biología molecular*, definido así por Francis Crick, uno de los descubridores de la estructura del ADN. Así como el ADN, por transcripción a ARN y posterior traducción, determinaba la composición de las proteínas, base del funcionamiento celular, las proteínas no poseían ningún mecanismo para determinar la estructura del ADN. El proceso básico de la vida iba en un solo sentido. Como las proteínas conformaban la estructura y funcionamiento de las células somáticas (también de las germinales, obviamente), el ambiente podía inducir cambios en las células somáticas, pero ellos nunca trascenderían al ADN.

El dogma de la biología molecular parecía imposibilitar la herencia de caracteres adquiridos, pero el lamarckismo nunca habló de proteínas, sino de cambios fenotípicos en las células. El ambiente podría afectar perfectamente a la regulación génica sin cambiar la estructura de una sola proteína (capítulo 8).

Más proteínas reguladoras de un tipo que de otro, en un lugar diferente o en un momento diferente, podrían afectar al fenotipo celular. Si estos cambios fueran heredables, el lamarckismo seguiría vigente. Alternativamente, el ambiente podría afectar directamente al ADN sin pasar por las proteínas. Mutaciones debidas a cambios ambientales se conocen desde los experimentos con rayos X en los inicios de la genética. La pregunta es si estos cambios son adaptativos, bien porque permiten una mayor variación seleccionable o porque se dan en la parte del ADN implicada en la respuesta apropiada al cambio ambiental.

Estas dos posibilidades han sido planteadas por los dos adalides actuales del lamarckismo, Eva Jablonka y Marion Lamb. En su libro *Evolution in Four Dimensions* (2005), versión aumentada y corregida de su primera obra *Epigenetic Inheritance and Evolution* (1995), Jablonka y Lamb proponen que el ambiente instruye al ADN mediante "mutaciones interpretativas", y que los cambios en el fenotipo celular, generados por los llamados sistemas epigenéticos de herencia, se transmiten entre generaciones al afectar a la línea germinal. Dada la importancia de esta propuesta, voy a comentarla con más detalle a continuación. Se trata de dirimir si lo que proponen es una nueva forma de herencia o una revisión de los conceptos de fenotipo y de herencia en los que se basa el darwinismo actual.

13.5. Los postulados del nuevo lamarckismo

Hay que resaltar, primero, que Jablonka y Lamb se consideran a sí mismas darwinistas en cuanto que dan la primacía total a la selección natural como mecanismo evolutivo. Todos los tipos de variación inducida por el ambiente que proponen han de pasar por el filtro de la selección natural para perdurar evolutivamente. Incluso en su origen, todos los procesos celulares

que permiten la herencia de ciertos caracteres adquiridos, han sido moldeados por la selección natural según su versión expandida del darwinismo. Su oposición no es al papel de la selección natural, sino al modelo evolutivo de la Síntesis, con mutaciones aleatorias en los genes como única fuente de información heredable. Jablonka y Lamb defienden cuatro postulados que contradicen la ortodoxia de la biología actual:

1. La herencia no sólo se basa en genes.

2. Algunas variaciones heredables no son aleatorias en cuanto a su origen.

3. Cierta información adquirida es heredada.

4. El cambio evolutivo puede resultar de la instrucción además de la selección.

Mientras que el primer postulado no es controvertido, pues la evolución cultural y lingüística (las dos dimensiones además de la genética y epigenética) son reconocidas por todos como parcialmente independientes de los genes y con un componente determinado por el ambiente, los otros tres postulados plantean un reto lamarckista basado en recientes resultados científicos.

13.6. Variación epigenética como parte del fenotipo

El segundo postulado se basa en que existe variación genética dirigida por el ambiente y en que cierta variación epigenética es heredable. Variación epigenética es aquélla que atañe al estado de activación o inactivación de genes, no a su presencia

o ausencia. Ciertos trabajos con bacterias, y los trabajos de la Premio Nobel Barbara McClintock sobre alteraciones genéticas debidas al estrés en plantas, han mostrado que el ambiente produce alteraciones fisiológicas que pueden alterar la estructura o el funcionamiento del ADN. El material genético no es inmune al estrés ambiental, como no lo puede ser ninguna molécula compleja, pero la cuestión planteada es que las alteraciones del ADN pueden favorecer una respuesta adaptativa al cambio ambiental. Según Jablonka y Lamb, "las condiciones de estrés pueden afectar a la operación de los sistemas enzimáticos responsables de mantener y reparar al ADN, y parte de esos sistemas parecen estar acoplados a elementos reguladores que controlan cómo, cuánto y dónde se altera el ADN". Jablonka y Lamb proponen que los cambios en el ADN inducidos por el ambiente constituyen una revolución para la genética clásica, como si ésta propugnara que el material genético es algo inerte y que sólo sufre mutaciones aleatorias.

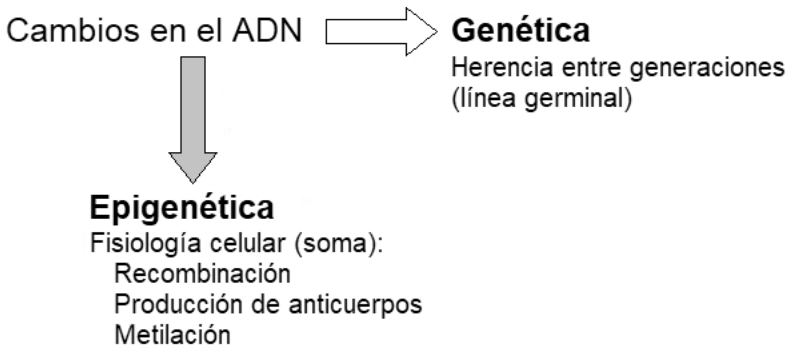


FIGURA 71. El nuevo lamarckismo equipara cambios en el ADN relacionados con el funcionamiento celular normal, con aquéllos transmisibles entre generaciones por afectar a la línea germinal. No todos los cambios en el ADN son heredables entre generaciones y ni, por tanto, genéticos. La epigenética no se transmite normalmente entre generaciones.

Es bien sabido que los procesos de desarrollo se basan en la regulación de los genes por productos de otros genes, llamados *constructores* por los genetistas del desarrollo (véase capítulo 8).

Es decir, unos genes se activan y otros se desactivan por alteraciones moleculares en el propio ADN inducidas por determinadas moléculas. También sabemos que la producción de los anticuerpos del sistema inmunitario en los vertebrados se basa en alteraciones genéticas que se producen exclusivamente en los linfocitos, y que consisten en recombinaciones de genes por cambios moleculares en el ADN (véase capítulo 16). Asimismo, la división del material genético y el intercambio de genes entre cromosomas durante la meiosis es un proceso organizado y orquestado por las células en el que el ADN sufre profundos cambios. Es decir, sabemos que el ADN no es un material inerte como los chips de un ordenador o las letras de un libro, sino una molécula compleja que sufre cambios debidos a la fisiología de la célula, cambios regulados por el propio ADN. Estos cambios están programados por genes y han sido sometidos a selección natural. Procesos de desarrollo ineficaces, divisiones celulares con resultados deletéreos para el funcionamiento celular, sistemas inmunitarios con una menor flexibilidad, han sido eliminados en el curso de la evolución debido a la producción de fenotipos inviables o poco aptos. Igualmente, respuestas celulares al estrés basadas en genes que fueran ineficaces han sido purgadas del material genético.

Lo que observamos hoy día, sobre todo en bacterias, son cambios en el material genético que permiten a los organismos resistir al estrés ambiental, siempre que dichos cambios no sean perjudiciales para el funcionamiento celular normal. Estos cambios son promovidos por elementos reguladores que activan o desactivan los sistemas de reparación de mutaciones, permitiendo una mayor frecuencia de mutaciones en determinadas partes del material genético. ¿En qué partes? En aquéllas en las que mutaciones frecuentes en situaciones estresantes similares en el pasado han facilitado la aparición de variación adaptativa seleccionable. Así, los genes que afectan a la compo-

sición de la pared celular de algunos parásitos complejos unicelulares como los *Trypanosoma* o de bacterias patógenas, sufren una mayor frecuencia de mutaciones al enfrentarse al estrés derivado de la acción del sistema inmunitario. Esta variación aparece siempre en las mismas situaciones y no es variación nueva, que aparece por primera vez en la evolución de un organismo. Se trata de algo más parecido a una respuesta fisiológica adaptativa que a una mutación aleatoria con potencial de originar una novedad evolutiva. La única diferencia es que el cambio fenotípico determinado por los genes se produce en el propio ADN. Es decir, el ADN puede ser fenotipo celular si cambios recurrentes en él se asocian a los procesos de regulación génica. Esto es lo que ocurre durante el desarrollo cuando el estado de activación o desactivación de ciertos genes es transmitido entre células de un mismo linaje somático. También ocurre en la producción de anticuerpos o durante los procesos de división celular.

Epigenética	Rasgos fenotípicos que afectan directamente al ADN y que se transmiten entre células del mismo linaje, pero que no se transmiten normalmente entre generaciones y están inducidos por los genes.
Genética	Variación en genes que es heredable entre generaciones y determina el desarrollo del fenotipo, parte de la cual determina la variación epigenética entre distintos linajes

FIGURA 72. La epigenética forma parte del fenotipo, mientras que el cambio evolutivo requiere modificaciones en genes transmisibles entre generaciones cuyos efectos en el fenotipo puedan ser sometidos a selección natural.

Es decir, la propuesta de Jablonka y Lamb nos lleva a aclarar conceptualmente a qué tipo de variación se refiere la teoría de la selección natural cuando intenta explicar la evolución y cuál es la diferencia real entre fenotipo y genotipo. No vale cual-

quier variación en el ADN como sustrato de cambio evolutivo, sino sólo aquélla que pueda generar fenotipos nuevos, no simples respuestas fisiológicas al ambiente. El genotipo no es cualquier variación en ADN, sino sólo aquélla que pueda generar cambio evolutivo al ser transmitida entre generaciones de organismos independientes. Los cambios en el ADN, incluyendo los de su activación o inactivación, que se presentan siempre de la misma manera frente a un determinado cambio ambiental, son iguales conceptualmente a cambios en la producción de determinadas proteínas, es decir, son parte del fenotipo determinado por acción génica. La variación epigenética que tan relevante les parece a los neolamarckistas no es más que un tipo de variación fenotípica ligada directamente al funcionamiento del ADN. Para modificar evolutivamente los marcajes epigenéticos del ADN como la mediación, es necesario que se produzcan cambios aleatorios en los genes que codifican a las proteínas causantes de los marcajes, cambios que puedan ser seleccionados al favorecer procesos de marcaje más eficaces o adaptativos. Igualmente, para modificar evolutivamente los procesos de desarrollo, es necesaria la producción de cambios aleatorios en los genes constructores del desarrollo. Al confundir fenotipo y genotipo, asociándolos a su vinculación directa o no a la molécula del ADN, Jablonka y Lamb confunden respuestas fisiológicas o del desarrollo recurrentes y determinadas por el ambiente con variación genética sometida a la selección natural. Así pues, todos los procesos instruidos por el ambiente tienen una base selectiva, ya que los procesos clave del funcionamiento celular han sido seleccionados, como Jablonka y Lamb reconocen. Además, la regulación de la frecuencia de mutación como respuesta al estrés es más frecuente en organismos unicelulares, ya que mutaciones en cualquier parte del genoma de un organismo complejo tendrían seguramente efectos deletéreos, dada la

intrincada trama de interacciones celulares en estos organismos.

13.7. La herencia de estados epigenéticos entre células

El tercer postulado del nuevo lamarckismo afirma que cierta información adquirida por las células es transmitida a otras células. Ello sería un caso de herencia de caracteres adquiridos. La herencia de los estados epigenéticos de las células se produce durante el desarrollo cuando se conforman los distintos tipos de células que, al multiplicarse y transferir los estados de activación e inactivación de genes, producen los distintos tejidos y órganos de los organismos pluricelulares (capítulo 8). No hay nada de controvertido en la existencia de estados epigenéticos heredables en la formación y el funcionamiento de estos organismos. La genética del desarrollo está estudiando actualmente los genes que al cambiar durante la evolución han generado los procesos que dan lugar a fenotipos complejos. Para modificar los procesos de desarrollo tiene que haber selección de una variación aleatoria en elementos reguladores del genoma. Ni siquiera Jablonka y Lamb postulan una variación encauzada por el ambiente en estos genes. Mezclan esta variación epigenética con la transmisión de estados estructurales de proteínas sin intervención de genes, como en el caso de los priones. El caso de los priones es un fenómeno muy poco común, en el que algunas proteínas transmiten su conformación estructural alterada a otras proteínas, sin que aparentemente medie acción génica alguna. Mezclar este fenómeno con variación epigenética normal induce a la confusión. Que se sepa, el fenómeno de los priones no ha tenido efectos evolutivos, pues las proteínas no han conformado un sistema de herencia independiente del ADN, aunque han tenido algunos miles de millones

de años para hacerlo. Si fuera tan fácil transferir estructuras entre moléculas proteínicas sin mediación genética, ¿por qué no ocurre esto con más frecuencia? Y, a la postre, puede que se acabe detectando la influencia de genes en esta transmisión de información entre priones, lo que explicaría por qué no todos los individuos que ingieren proteínas mal conformadas terminan por adquirir las conocidas encefalopatías.

La metilación es un proceso de marcaje químico del ADN, muy frecuente en ciertos organismos, que afecta a la probabilidad de transcripción de los genes. Es pues un sistema de inactivación génica, como lo son otros sistemas que operan durante el desarrollo, basados en modificar el estado de la cromatina, la materia de que se componen los cromosomas. La cromatina se compone de ADN, ARN y proteínas asociadas. El estado de la cromatina determina si los genes se pueden transcribir a ARN. Toda la regulación génica (capítulo 8) se basa en alterar la cromatina para permitir o no la transcripción de los genes. Por tanto, la metilación es otro sistema químico de regulación génica y se debe a la acción de enzimas que, a su vez, dependen de la activación de ciertos genes. Cuando Jablonka y Lamb describen la herencia de estados epigenéticos entre células (del mismo organismo), lo que están describiendo es la transmisión de estados fisiológicos entre células debida a la transmisión de estados de regulación génica. Las células se dividen, y el estado de activación o inactivación de genes se conserva en las células descendientes. Lo difícil de explicar sería la desaparición de dichos estados durante una simple mitosis. Es decir, se hereda el fenotipo celular, y no hay recombinación dado que se trata de mitosis (por tanto, sin recombinación genética). La herencia de los caracteres fenotípicos no es algo novedoso, sino el fundamento en el que se basa cualquier teoría evolutiva. Pero los estados de metilación no son caracteres adquiridos, sino determi-

nados por procesos surgidos de selección natural sobre variación aleatoria en elementos reguladores del genoma.

Lo mismo cabría decir para los procesos de silenciamiento de genes que producen ARN anormal. Este ARN anormal induce la metilación y, por tanto, la inactivación de los genes que lo originaron. Se trata de respuestas fisiológicas celulares a la presencia de moléculas defectuosas determinadas por la activación de ciertos genes. Otro ejemplo de marcaje epigenético es la impronta genética, en la que los genes en el cigoto llevan distintas marcas si proceden de la madre o del padre. La impronta genética se debe a la acción de otros genes que responden a la presencia o ausencia de determinados cromosomas sexuales activando o desactivando genes mediante la inducción de marcajes. Todos estos fenómenos recientemente descubiertos se deben a selección natural sobre genes por sus efectos en los fenotipos de los organismos. Es la complejidad de estas respuestas la que induce su interpretación como respuestas fenotípicas inteligentes, y no como pura fisiología celular. La selección natural ha elaborado a lo largo de millones de años exquisitos mecanismos de respuesta a alteraciones celulares, mecanismos todos ellos basados en genes y que sólo pueden ser modificados mediante selección natural sobre variación aleatoria.

13.8. La instrucción del fenotipo por el ambiente y las marcas epigenéticas heredadas

Continuando con el tercer postulado, Jablonka y Lamb consideran también las marcas epigenéticas que afectan a la línea germinal como herencia de caracteres adquiridos. Citan el caso de las formas pelóricas de ciertas plantas como fenotipos florales distintos debidos a variación epigenética. Pero es obvio que cualquier plasticidad en el fenotipo se debe a variación epige-

nética, como veíamos en el capítulo 9. La plasticidad fenotípica, basada en normas de reacción, se define, precisamente, como variación fenotípica no debida a genes. Un mismo genotipo puede generar diversos fenotipos según el ambiente en el que se encuentre. Los distintos fenotipos tienen necesariamente que deberse a diferentes estados de activación de genes, es decir, a caracteres epigenéticos inducidos por el ambiente a través de la acción de elementos reguladores del genoma. La originalidad en el ejemplo de las distintas formas florales es que el estado de mediación aparentemente se transmite entre generaciones sin ser borrado, como ocurre con los estados epigenéticos de las células somáticas que desaparecen entre generaciones, al no afectar a la línea germinal. Evidentemente, el estado de metilación responsable de las formas pelóricas ha debido de afectar a la línea germinal, algo totalmente inusual en animales, pero posible en plantas, como comentábamos antes. La aparente estabilidad del estado epigenético refleja un error de la regulación génica, que debería limpiar todas las marcas de metilación y estados de activación entre generaciones, impidiendo que afecten a la línea germinal. La inestabilidad inherente en estas marcas se refleja en los experimentos de clonación en los que una célula somática cargada de marcas epigenéticas es obligada a funcionar como una célula germinal. En estos experimentos, de alguna manera se obliga a las células a desprenderse de todos sus estados epigenéticos.

La impronta genética detectada en mamíferos es otro caso de transmisión de marcas epigenéticas entre generaciones. En este caso, ciertos genes reguladores deben responder al proceso de espermatogénesis, es decir, a la presencia próxima de un cromosoma Y, modificando el marcaje de inactivación de otros genes que determinan una mayor extracción de recursos de la madre. Como ha explicado el biólogo evolutivo David Haig (2002), se trata de pura selección natural, pues los genes que

determinen una mejor condición de embriones portadores en el útero se verán favorecidos. Genes que en cambio se encuentren en un ambiente celular sin cromosomas Y (óvulos) se verán favorecidos si una vez en el cigoto desactivan epigenéticamente a los mismos genes que favorecen una mayor extracción de recursos de la madre en los embriones macho e incluso activan otros que restringen el flujo de recursos cuando el organismo portador se hace adulto. Una excesiva explotación de la madre por parte de los embriones no favorece a las futuras madres, por lo que se han favorecido marcajes epigenéticos en los óvulos, pero no en los espermatozoides, que limitan la explotación. Pura selección natural. Jablonka y Lamb terminan reconociéndolo: "Sólo ocasionalmente, sin embargo, una diferencia en la estructura de la cromatina parental puede ser selectivamente importante. Si es deletérea, la selección favorecerá cambios genéticos que alteren la formación de marcas en uno o ambos progenitores, o aseguren que las diferencias sean eliminadas durante las fases tempranas del desarrollo. Si el marcaje diferencial fuera beneficioso, las diferencias en marcas serán conservadas y favorecidas por medio de selección natural de variaciones genéticas que afectan a su establecimiento y mantenimiento". En general las marcas epigenéticas no son caracteres determinados por el ambiente, como quisiera un buen lamarckista, sino determinados genéticamente.

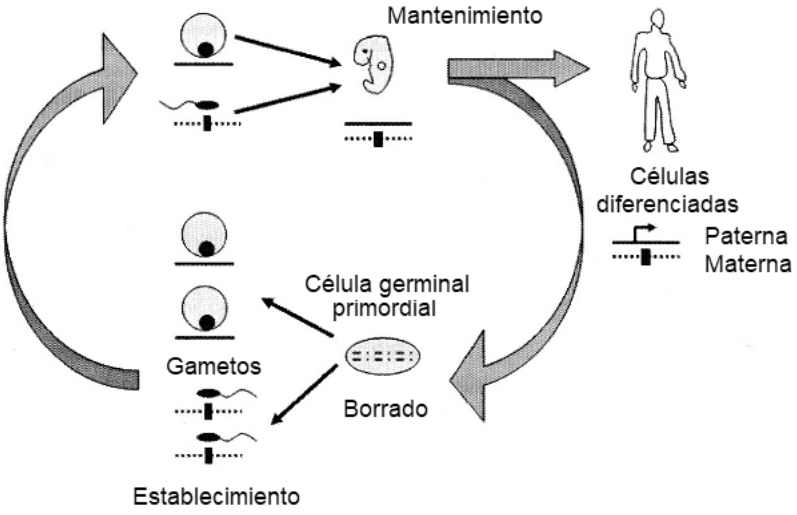


FIGURA 73. Ciertos genes son marcados epigenéticamente o no dependiendo de si pasan a óvulos o espermatozoides en la meiosis y se expresan o no en el embrión según su sexo. Las marcas son borradas en la línea germinal del embrión antes de la meiosis. El establecimiento y borrado de las marcas es evidencia de que son fenotipos inducidos por genes reguladores. Fuente: Modificado de www.mcb.ucdavis.edu.

Lo que probablemente estemos observando en los casos descritos de transmisión entre generaciones de marcas epigenéticas es cómo funciona la acomodación genética propuesta por West-Eberhard (véase capítulo 9). Las formas pelóricas pueden estar experimentando selección natural direccional a su favor en determinados ambientes, y esta selección puede estar favoreciendo la acción de genes que permiten la presencia de metilación de ciertos genes en la línea germinal. En una siguiente fase de acomodación genética, el propio gen metilado puede acabar deteriorándose por ausencia de selección a favor de mantener su actividad, y el estado de metilación puede acabar siendo innecesario para mantener el gen inactivado. Es decir, la acomodación genética puede incluir casos de mantenimiento de estados epigenéticos por fallo en la regulación génica en la línea germinal, cuando, normalmente, sólo implica cambios en los propios genes reguladores. La prueba de que el estado de

metilación se debe a la acción de elementos reguladores es la segregación mendeliana en los cruzamientos entre las formas pelórica y normal, con la forma pelórica apareciendo como recesiva. Un alelo recesivo del elemento regulador que controla el estado de metilación en la línea germinal debe estar detrás de esta segregación mendeliana. Lo mismo ocurre con la herencia del pelaje amarillo en ratones, descrito por Jablonka y Lamb como otro caso de herencia intergeneracional de estados epigenéticos. También presenta segregación mendeliana, aunque más compleja. Los genetistas saben que los estados epigenéticos se deben a la acción de genes. La herencia de estados epigenéticos se tiene que deber a la acción o falta de acción de genes en la línea germinal de plantas pelóricas o en ratones amarillos o en los próximos ejemplos que aparezcan en un futuro de la mano de los modernos lamarckistas. Como explica West-Eberhard (2003), es muy difícil que la variación fenotípica debida a plasticidad de la acción génica no sufra una acomodación genética posterior, con el resultado de que los genes terminen por controlar el proceso de alguna manera. Ello se debe a la continua aparición de mutaciones aleatorias que pueden afectar a los procesos de regulación que influyen en la variación epigenética, que es la base de los procesos de desarrollo. La variación epigenética es una manifestación de la variación genética subyacente, y cualquier transferencia entre generaciones de la primera terminará por ser controlada por la segunda. Las marcas en el ADN son fenotipos, aunque estén directamente ligadas al sustrato químico del genotipo.

13.9. Efectos maternos: herencia sin genes dictada por los genes

Jablonka y Lamb describen por último los llamados efectos maternos como formas de herencia en las que no están implicados los genes. Los organismos maternos transfieren a su descendencia muchas sustancias beneficiosas para la descendencia en los óvulos o en la leche. Es evidente, en estos ejemplos, que evolutivamente son los genes los que determinan cómo, cuándo y en qué cantidades van a transferir las madres sustancias beneficiosas a su prole. Para cambiar estos mecanismos de inversión materna tiene que haber cambio en los genes de la madre. Lo mismo pasa con los estados químicos en el útero, que en algunos mamíferos pueden afectar al fenotipo de las crías. Estos estados se deben a la acción génica y a que sus efectos sobre la descendencia han sido favorecidos por la selección natural que afecta a los genes de las crías favoreciendo la recepción de los mensajes químicos.

Citan como ejemplo del efecto ambiental sobre la herencia los estudios del biólogo ruso Belyaev sobre cómo la selección de conductas de docilidad en zorros peleteros en granjas determinó muchos otros cambios morfológicos y fisiológicos en estos animales. En realidad, es un ejemplo clásico de correlaciones genéticas entre caracteres. Es bien sabido por los genetistas desde hace mucho tiempo que hay caracteres ligados por genes llamados pleiotrópicos. Si se selecciona a favor de uno de estos caracteres se seleccionan los demás. La presunción de que el ambiente estaba modificando la herencia en estos zorros carece totalmente de base. Los ejemplos presentados por Jablonka y Lamb son meras descripciones de fenotipos determinados por genotipos sometidos a variación aleatoria. En general el ambiente no modifica a los genes, sino sólo su expresión a través de los mecanismos de regulación génica que dan lugar a la plasticidad fenotípica. Los nuevos fenotipos pueden promover la selección de los elementos reguladores del genoma para facilitar su expresión. Es el modelo de la acomodación genética de

West-Eberhard el que explica los ejemplos de Jablonka y Lamb, y no incorpora ningún tipo de lamarckismo o instrucción por el ambiente de la variación genética heredada. En todas las fases del proceso hay genes involucrados, sólo que la variación fenotípica no requiere necesariamente cambios en los genes, sino sólo diferentes estados de activación de los mismos. West-Eberhard (2003) dice que los genes siguen a la variación fenotípica, pero no niega que ésta venga determinada por genes reguladores. Jablonka y Lamb terminan por aceptarlo: "En un sentido, la selección de variaciones epigenéticas prepara el terreno para las más estables variantes genéticas que vendrán después". La independencia del eje epigenético que proponen los nuevos lamarckistas no es tal, y a pesar de que Jablonka y Lamb lo reconocen en muchas partes de su libro, vuelven a la carga con que el ambiente induce variación epigenética heredable. Es lógico que los investigadores estudien los fenómenos epigenéticos por sus posibles implicaciones en medicina, agronomía, conservación, etcétera. Lo hacen como también estudian cambios fisiológicos o inmunológicos, es decir, como variación fenotípica interesante. Ello no quiere decir que estudien estos fenómenos por su capacidad para explicar la evolución de la vida. Para entender los cambios evolutivos no se puede prescindir de la genética.

13.10. Evolución cultural: ¿puro lamarckismo?

Jablonka y Lamb pasan luego del terreno de las mutaciones interpretativas y de la epigenética a la evolución de la cultura y de las tradiciones en animales. Los ejemplos aquí son los usuales. Los macacos japoneses que aprenden nuevas técnicas para procesar los alimentos se combinan con las culturas de los chimpancés y con el aprendizaje del canto y los dialectos en

ciertas aves para ofrecer una visión de la cultura animal totalmente independiente de los genes, paso previo a proponer la tabla rasa de la cultura humana. Pero no se demuestra de ninguna manera que exista esta total independencia de los genes que se propugna para las tradiciones animales. La famosa hembra de macaco *Imo*, que tantas nuevas conductas inventaba, pudiera ser un individuo con ciertas propensiones para la innovación determinadas genéticamente. Resulta curioso que los machos de macaco tuvieran tan escasa tendencia a innovar. ¿Pudiera ello deberse a diferentes propensiones genéticas para la innovación tecnológica en machos y hembras? La capacidad de desarrollar culturas en los chimpancés, a diferencia de lo que ocurre en los bonobos, podría deberse a diferencias entre las dos especies determinadas genéticamente. ¿Dónde está la evidencia a favor de esta total independencia entre cultura animal y propensiones genéticamente determinadas? La capacidad de generar culturas viene determinada por las capacidades del sistema nervioso para facilitar el aprendizaje. Sin aprendizaje no hay cultura. Desgraciadamente para los nuevos lamarckistas, el estudio de las capacidades cerebrales promete descubrir muchos genes involucrados en las capacidades de aprendizaje. La tendencia de la biología moderna es a descubrir cada vez más efectos de los genes, no lo contrario. Llama la atención la tendencia de Jablonka y Lamb a resaltar novedades científicas en el campo de la epigenética que pudieran apoyar su idea, pero a ignorar la ingente cantidad de resultados sobre efectos genéticos en las capacidades del sistema nervioso (véase Pinker, 2003).

Mencionan también los poquísimos casos de adopción en animales como un caso de aprendizaje de conductas no basadas en propensiones genéticas. No sólo es rarísima la adopción de individuos no emparentados (muchas veces debida a errores de identificación en los adultos inducidos por las molestias provo-

cadas inconscientemente por el propio observador), sino que, en muchos casos, se basa en selección de parentesco o en simples ventajas para los propios descendientes. Un ejemplo típico es la costumbre en las hembras de algunos patos de dejar que los patitos de otras hembras se unan a los suyos para formar grandes bandos guiados por la supuesta altruista. Como los patitos se buscan el alimento por su cuenta, los costes son mínimos y sólo hay ventajas para la madre adoptiva, cuyos vástagos sufren un menor riesgo de depredación por efecto de dilución del riesgo de depredación (el efecto que lleva a la gente a aglomerarse en situaciones de pánico) o por el efecto de la manada egoísta (interponer a otros individuos entre el peligro y el afectado).

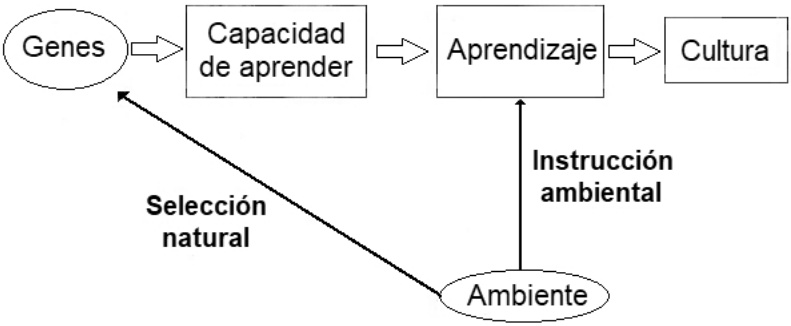


FIGURA 74. El aprendizaje no puede entenderse sin las capacidades neuronales genéticamente determinadas y sometidas a selección natural, ni tampoco sin el proceso lamarckista de efectos directos del ambiente.

Tampoco queda claro en su comentario sobre la herencia de conductas, que hay dos formas de cambiar evolutivamente las conductas: por aprendizaje y selección por el ambiente de las más apropiadas, o por modificación de las capacidades genéticamente determinadas para aprenderlas. Ambas han operado en el transcurso de la evolución de los animales, y ambas han interactuado de forma compleja. Sin duda, la capacidad de aprender conductas cada vez más complejas ha actuado en algunos animales, y esa capacidad tiene una base genética. Proba-

blemente muchos no se convencerán hasta que se pueda modificar la capacidad de aprender ciertas conductas en animales por ingeniería genética. Lo que sí parece cierto es que ciertas conductas construyen el ambiente en el que se desarrollan los animales. Los animales excavadores, por ejemplo, experimentan ambientes subterráneos con condiciones físicas y biológicas (parásitos, otros animales) especiales, ambientes creados por su propia conducta excavadora. Estos ambientes ejercen presiones selectivas sobre estos animales. En cierto modo, los animales construyen componentes de su propio nicho ecológico, aspecto que ya tratamos en el capítulo 1 cuando se describieron los modelos de construcción del nicho en ecología. Pero estos casos son ejemplos de selección natural de genes que determinan conductas que a su vez determinan nuevas presiones selectivas. Son ejemplos de que todas las adaptaciones de los organismos están ligadas entre sí, y que la selección natural afecta a fenotipos completos. Al modificar algo en el fenotipo, la selección natural afecta inevitablemente a las otras partes también. El lamarckismo postula un voluntarismo cultural en la elección del nicho ecológico por los organismos, mientras que el darwinismo postula que para cambiar la elección de nicho hace falta selección natural sobre las propensiones conductuales genéticamente determinadas.

13.11. Evolución de la cultura humana: la "sociedad" sin biología

Cuando se trata de la evolución cultural humana, Jablonka y Lamb se decantan totalmente por la tendencia de las ciencias sociales a prescindir totalmente de la biología. No plantean ninguna teoría lamarckista propia sobre la generación de tradiciones independientes de los genes, sino que critican a la psico-

logía evolucionista (la selección natural de las capacidades de la mente determinadas por propensiones genéticamente determinadas) y a la memética (la selección natural de costumbres por su facilidad en ser imitadas) por simplistas. Con esto hacen una reverencia a las humanidades que sólo les puede generar popularidad en círculos intelectuales en los que tratan a los sistemas económicos, legales y políticos como totalmente ajenos a la naturaleza biológica humana. Jablonka y Lamb también mencionan la ausencia de consideración por los criticados "sociobiólogos" de la riqueza y complejidad del entorno social. Se podría plantear el problema opuesto, es decir, el desprecio por la gran riqueza y complejidad de las adaptaciones humanas en estudios de humanidades. Sin base en la biología, ¿en qué se fundamentan las tendencias sociales? Es como si la sociedad, como quería el fundador de la sociología Émile Durkheim, fuera una construcción totalmente independiente de sus elementos constitutivos, las personas. La corrección política actual exige referir los males de la humanidad a la "sociedad" del tipo que sea, sin explicar por qué la forma de ser de las personas que la constituyen y han constituido todas las sociedades del pasado no tiene nada que ver con la estructura social. Actualmente es imposible saber si la alternativa lamarckista presenta un verdadero programa de investigación en el campo de las sociedades y culturas humanas. Los médicos empiezan a tener en cuenta que somos productos de la evolución biológica por selección natural. Probablemente sea también hora de que los practicantes de las humanidades empiecen a incorporar la evolución a sus enfoques.

13.12. La instrucción se basa en la selección previa de variación aleatoria

En definitiva, el nuevo lamarckismo de Jablonka y Lamb apela a los recientes descubrimientos sobre la acción génica para intentar demostrar que el ambiente no sólo selecciona entre variantes, sino que crea adaptación directamente. Fracasa en dicho intento al mezclar fenotipos moleculares con nuevas formas de herencia y a la fisiología celular con la variación genética con potencial evolutivo. La epigenética consiste en adaptaciones determinadas por regulación génica y es, pues, variación fenotípica. La genética del desarrollo (capítulo 8) y el estudio de la plasticidad fenotípica (capítulo 9) explican que el ambiente no instruye, sino que selecciona la regulación génica determinada por elementos reguladores del genoma. Cualquier modificación en la regulación de la frecuencia de mutación en bacterias, en el funcionamiento de la variación epigenética o en el potencial de aprendizaje de los animales, requiere la selección por el ambiente de cambios en la regulación génica. Como bien han explicado Carroll, Kirschner, Gerhart y West-Eberhard, estos genes son el sustrato principal de la evolución biológica. La extinción de muchos tipos de organismos es la consecuencia de su incapacidad para ser instruidos directamente por el ambiente. La destrucción antropogénica actual de los ecosistemas terrestres y marinos parece indicar que también los humanos, con nuestra cultura y nuestro lenguaje, somos reacios a dejarnos instruir por los cambios ambientales.

14

AZAR O CONVERGENCIA ADAPTATIVA: CÓMO LA EVOLUCIÓN SE REPITE A Sí MISMA

> El registro de ADN también revela que la evolución puede repetirse a sí misma y de hecho lo hace. Adaptaciones similares o idénticas han ocurrido por los mismos procedimientos en especies tan diferentes como mariposas y humanos. Ello es una evidencia poderosa de que la confrontación con los mismos retos u oportunidades conduce a la misma solución en momentos y lugares totalmente diferentes en la historia de la vida. Esta repetición anula la noción de que si rebobináramos y pasáramos de nuevo la película de la historia de la vida, todos los resultados serían diferentes. (Sean B. Carroll, 2006)

14.1. La aparente objetividad del azar absoluto

Gould, en su popular libro *Vida maravillosa*, propuso que si se rebobinara la cinta de la historia de la vida y se volviera a pasar, el curso de la evolución tomaría derroteros distintos por causa del azar, y que no podríamos reconocer a las formas de vida que surgirían, porque serían completamente diferentes a las que conocemos. En consecuencia, la selección natural no puede encauzar los procesos evolutivos a gran escala frente a la fuerza del azar. La popularidad de Gould ha hecho de esta idea uno de los argumentos más sutiles contra el poder de la selección natural. La ruleta de las grandes extinciones (véase capítulo 4), la deriva de las especies en el espacio morfológico (véase capítulo 5), la especiación instantánea en pequeñas poblaciones sometidas a deriva genética (véase capítulo 6), los cambios macroevolutivos por saltos heterocrónicos (véase capítulo 9), la pérdida misteriosa de maleabilidad evolutiva (véase capítulo 7); todas las propuestas de Gould convergen en la importancia evolutiva del azar. No del azar en la producción de variación genética seleccionable en el que se basa la teoría de Darwin, sino en el Azar con mayúscula. Nada es predecible en la historia de la vida tomando como base nuestros conocimientos según Gould, por lo que el ser humano es absolutamente libre de

su pasado evolutivo y no tiene limitación alguna para su desarrollo futuro. Para él la lucha por la vida existe desde luego, pero no explica nada de importancia. Antes que permitir que la dura competencia por recursos finitos explique algo en la evolución, Gould, como absoluto paradigma de la corrección política en biología evolutiva, está dispuesto a hacer desaparecer a la selección natural por la puerta de atrás. La sutileza del argumento reside en que, frente a la teleología de las religiones y de muchas doctrinas filosóficas, con el ser humano como objetivo final de la evolución, la propuesta de que la evolución se rige sólo por fenómenos aleatorios puede parecer el súmmum de la objetividad científica.

FIGURA 75. El paleontólogo Simon Conway Morris ha rebatido directamente la idea sobre el curso aleatorio de la evolución de Gould, recopilando una ingente cantidad de información dispersa sobre convergencia adaptativa. Para él, los rebobinados de la película de la evolución resultarían indefectiblemente en algo parecido a lo que observamos. ¿Cuál es la causa? La selección natural.

El problema para la apelación continua al azar es que no se basa en resultados científicos sólidos, sino en la ausencia de datos, y que antes o después los fenómenos aleatorios acaban siendo escudriñados y explicados por los científicos. Muchos fenómenos aleatorios tienen causas concretas, pero tan complejas que es más sencillo explicarlos por modelos caóticos o de autoorganización simulada en un ordenador (véase capítulo 10). Sin embargo, en muchos casos (sí, ya sabemos que existe el principio de indeterminación en física), la investigación consigue desentrañar las causas, y lo que parecía aleatorio termina por ser determinista. Muchos fenómenos biológicos son de una complejidad tal que parece más fácil invocar al azar que atreverse con la ardua tarea de desentrañar la maraña de agentes causales. Pero antes o después la ciencia se ha enfrentado a estos fenómenos complejos y ha desentrañado sus causas. Esto es lo que ha pasado con la biología molecular y la genética del desarrollo. Las consecuencias para los partidarios del azar y de la autoorganización no han sido benévolas. Especialmente la biología molecular les ha sido adversa, pero incluso algunos resultados obtenidos por los paleontólogos no han sido nada favorables al azar como explicación (o ausencia de ella). Las interpretaciones imaginativas de Gould de los fósiles del Burgess Shale, líricamente descritas en *Vida maravillosa*, fueron desmontadas una tras otra. La ironía es que uno de los héroes de aquel libro, el paleontólogo británico Simon Conway Morris, que contribuyó al estudio de aquella fauna fósil, se convirtió posteriormente en uno de los más mordaces críticos de la apelación constante al azar.

14.2. Las soluciones de la vida convergen por adaptación al medio

Conway Morris ha atacado sistemáticamente en su libro *Life's Solution* (2003) la teoría sobre el azar absoluto propuesta por Gould. En esta obra presenta una evidencia demoledora sobre un fenómeno bien conocido en biología, la convergencia adaptativa. Todos hemos leído alguna vez sobre las comparaciones entre las aletas y la forma hidrodinámica de un pingüino, de un delfín, de un atún o de un ictiosaurio (cuatro clases distintas de vertebrados), o las curiosas similitudes entre mamíferos placentados y marsupiales adaptados a la misma forma de vida pero que evolucionaron totalmente por separado (el lobo placentado y el lobo marsupial son un típico ejemplo). Pero Conway Morris va mucho más allá y llena 400 páginas de texto apretado con ejemplos desconocidos para muchos lectores. Son casos de convergencia adaptativa que incluyen desde moléculas, órganos sensoriales, estructuras morfológicas, organizaciones sociales y comportamientos a la composición de comunidades de especies. Es evidente que ha habido muchos experimentos de evolución paralela en nuestro planeta que han llegado a sorprendentes casos de convergencia.

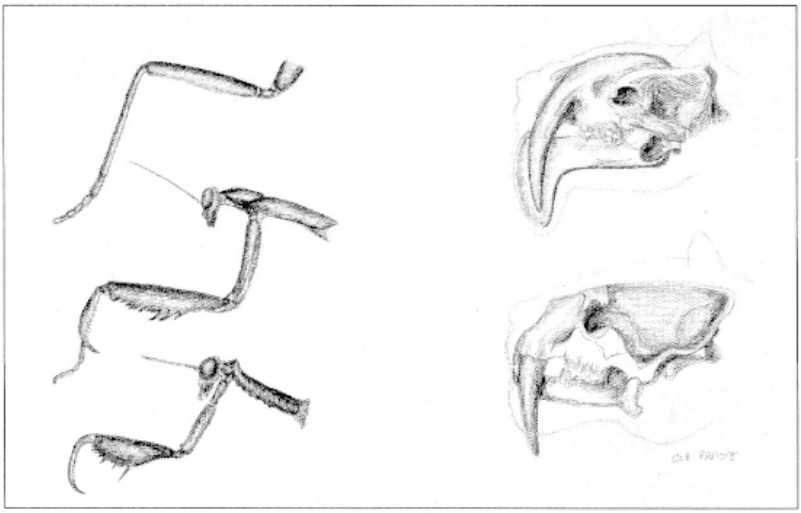


FIGURA 76. La convergencia entre las extremidades depredadoras de una mantis y de un neuróptero a partir de la extremidad anterior típica de los insectos, o entre los dientes de sable de un marsupial y de un felino placentado, son sólo algunos ejemplos de cómo la selección natural, a pesar del azar, encuentra soluciones similares a los problemas de la vida. Aunque esta evidencia se conocía ya desde antiguo, ha sido ignorada por cierto sector de la biología evolutiva hasta ser destapada por Conway Morris en un libro impactante.

La evidencia que presenta resalta la fascinante capacidad de la selección natural para encontrar soluciones adaptativas similares a los retos de la existencia. Por ejemplo. Travisano *et al.* (1995) dejaron evolucionar separadamente a 12 poblaciones de la bacteria *Escherichia coli* durante 2.000 generaciones en el laboratorio. Luego las dividieron en tres y dejaron a las 36 poblaciones resultantes seguir su evolución otras 1.000 generaciones, después de lo cual las sometieron a un medio nuevo y metabólicamente difícil. ¿Qué sería más importante, el azar (predecible caos en las subsiguientes trayectorias evolutivas), la adaptación (convergencia de trayectorias) o el punto de partida histórico (36 puntos de partida distintos del rebobinado)? El resultado tras otras 1.000 generaciones es que todas las poblaciones convergieron en una mayor adaptación al nuevo medio y

que las iniciales diferencias entre poblaciones disminuyeron drásticamente. Rebobinando las veces que se quiera, las bacterias encuentran una forma común de adaptarse al nuevo medio. Joshi (1997) concluyó de experimentos similares con *Drosophila* que "las huellas de la historia, al menos en especies sexuales, no serían, metafóricamente hablando, más que impresiones transitorias sobre el polvo genómico". La ubicuidad de la selección conlleva la ubicuidad de la convergencia. Losos *et al.* (1998) han comprobado las convergencias entre las comunidades de lagartos *Anolis* de islas caribeñas, llegando a la conclusión de que "la radiación adaptativa en ambientes similares puede contrarrestar a las contingencias históricas para producir resultados evolutivos sorprendentemente similares". Podríamos seguir citando ejemplos apasionantes de convergencia adaptativa, pero prefiero recomendar la lectura del propio libro. Aunque su interpretación de tanta convergencia tiene algo en común con el impulso hacia el punto omega del evolucionista cristiano Teilhard de Chardin, su presentación de los datos científicos es impecable. Después de leer a Conway Morris, el azar parece mucho menos importante, y desde luego, mucho menos interesante en cuanto a sus efectos que la selección natural. En conclusión, probablemente los organismos que surgieran después de un rebobinado no nos sorprendieran tanto después de todo.

14.3. El registro forénsico de la selección en el ADN

La convergencia también se puede estudiar en los genes que codifican proteínas. ¿Por qué cambian los genes que se estudian para establecer filogenias basadas en el ADN? ¿Son estos cambios neutrales e indiferentes a las presiones del ambiente? Es de nuevo el gran divulgador de la evolución Sean Carroll quien se

lanza con entusiasmo a la tarea de explicar que los cambios o la ausencia de ellos en ciertos genes se debe a la selección natural a favor de rasgos y caracteres como la visión de colores, la supervivencia en ambientes extremos o la resistencia a los parásitos. En su reciente libro *The Making of the Fittest* (2006) desentraña la acción de la selección natural a través de los cambios en los genes cuya función e historia evolutiva se conocen gracias a las filogenias moleculares[14]. Ya no se puede hablar de puras especulaciones adaptacionistas, como hicieron Gould y Lewontin en su día cuando criticaban a los partidarios de la fuerza de la selección natural, sólo porque no tenían todos los datos en la mano. Ahora sabemos que los rasgos se deben a la acción de genes concretos cuya evolución se conoce por el propio registro del ADN. Como los ecólogos adaptacionistas han esclarecido la función de muchos rasgos, y dado que la modificación o deterioro de los genes se puede asociar a cambios ambientales que afectan a dichas funciones, la acción de la selección natural queda forénsicamente registrada para quien la quiera ver. Gould probablemente esperaba que la ignorancia sobre los procesos moleculares se mantuviera para justificar sus llamamientos a la fuerza del azar, pero la investigación del registro molecular de la evolución ha destruido esa ilusión. Por muy complicado que parezca, Carroll plantea que se puede demostrar físicamente la acción de la selección natural por el rastro molecular que deja.

Carroll cita ejemplos espectaculares de cómo la convergencia adaptativa se debe a convergencia en cambios genéticos en organismos muy separados filogenéticamente. Así, los monos aulladores de Sudamérica son los únicos primates del nuevo mundo que poseen visión tricromática (tres receptores distintos a diferentes longitudes de onda de la luz), algo que poseen en cambio todos los primates del viejo mundo. Estos dos grupos de primates se separaron mucho antes de la aparición de

monos aulladores, y los árboles filogenéticos indican que la visión tricromática ha tenido que aparecer de forma independiente en estos primates sudamericanos 25 millones de años después de la aparición del rasgo en los ancestros de los primates africanos y asiáticos. La aparición de visión tricromática que permite detectar colores rojizos está unida en los dos casos a la especialización a comer hojas tiernas, las cuales presentan tonos rojizos que contrastan con los tonos verdes característicos de las menos digestivas hojas maduras. En ambos casos, también, la mayor dependencia de la visión cromática ha sido acompañada de una menor dependencia del olfato para localizar alimento, lo que se detecta por los genes fósiles (no funcionales) de receptores olfativos en ambos grupos de primates.

Es decir, la dieta folívora ha determinado las mismas presiones selectivas en especies surgidas en diferentes continentes y momentos evolutivos. La visión tricromática se debe a la duplicación del gen que codifica a una opsina; las opsinas son las proteínas presentes en los conos de la retina que responden a distintas longitudes de onda de la luz reflejada por los objetos, y que estimulan a las neuronas del nervio óptico, cuyos impulsos son interpretados por el cerebro como visión de colores (es el cerebro el que crea los colores). La duplicación del gen permitió la evolución de dos opsinas distintas receptivas a las longitudes de onda que percibimos como verde y rojo (el azul y el violeta se deben a una tercera opsina, de lo que deriva el término tricromático). Pues bien, se sabe por los genes de las opsinas de monos aulladores y de primates y simios del viejo mundo, que la duplicación afectó a distintos segmentos que rodean al gen; es decir, son dos eventos evolutivos separados, pero con un mismo resultado: visión tricromática. Se puede ver también en la diferente divergencia de los genes por mutaciones neutrales (el reloj molecular, véase capítulo 7) que un evento fue más reciente que el otro. Mientras la secuencia de bases de los genes

resultantes de la duplicación difiere en un 5% para los primates del viejo mundo, sólo lo hace en un 2,5% para los monos aulladores. Ello coincide con la evidencia paleontológica sobre la más antigua separación entre primates del viejo y nuevo mundo con respecto a la aparición de los monos aulladores. La convergencia no sólo afecta a la duplicación de los mismos genes. Las opsinas del verde y el rojo (longitudes de onda medias y largas) están ajustadas a, exactamente, los mismos rangos de longitud de onda, y contienen exactamente los mismos aminoácidos en las tres posiciones clave necesarias para la recepción adecuada de las diferentes longitudes de onda. En los aulladores se produjo la fosilización de los genes del olfato después de la aparición de la visión tricromática, es decir, en el mismo orden temporal que en sus distantes parientes de África y Asia. Genes fósiles son aquéllos deteriorados por mutaciones hasta ser inoperantes por debilitamiento de la selección natural, que continuamente limpia a los genes de alteraciones deletéreas, no de cambios neutros ante la selección, que no modifican las propiedades funcionales de las proteínas que resultan de su activación.

Carroll (2006) cita el caso de los genes que codifican a una enzima pancreática especializada que permite la digestión de hojas, y que aparecieron en los ungulados rumiantes mucho antes que en ciertos primates folívoros africanos como los colobos. Ello ocurrió en ambos casos por duplicación del gen de una enzima similar (una ribonucleasa) y su posterior ajuste funcional. Los dos tipos de rumiantes no pueden haber heredado los genes duplicados de un ancestro común, dada la estructura del árbol filogenético de los mamíferos. En Asia, otro grupo de monos muy distinto al de los colobos también ha adquirido la rumia de tejidos vegetales cargados de celulosa. Este grupo de langures, por cierto amenazados de extinción en el sudeste asiático, también tienen duplicados los genes de la ribonuclea-

sa, pero la duplicación se produjo en un proceso distinto y separado en el tiempo del de los monos africanos. En los monos asiáticos se han producido por duplicación dos enzimas distintas, mientras que en los colobos africanos se han producido tres. Sin embargo, los cambios sufridos en los genes duplicados para ajustarlos a la nueva función en relación con la rumia son exactamente los mismos. La probabilidad de que ello haya ocurrido por azar es minúscula. Los cambios paralelos en las enzimas de estos monos durante la historia evolutiva es la firma de la selección natural adaptando a estas especies a la nueva dieta.

En ocasiones, ciertos genes mutan en especies más lejanamente emparentadas. En el caso del color oscuro de ratones que viven en coladas de lava cuando sus parientes que habitan en las arenas del desierto de Arizona son claros, es el gen *MC1R*, que afecta a la síntesis de melanina (el pigmento de la piel que nos protege de los rayos solares) el que ha mutado en cuatro posiciones (Carroll, 2006). Una de estas posiciones coincide con la que ha mutado en la forma oscura del págalo ártico, un ave y por tanto un animal muy lejanamente emparentado con los ratones de Arizona. Aunque los cambios convergentes en las opsinas de la retina son exactamente los mismos, los cambios convergentes en otros genes no siempre han afectado exactamente a las mismas bases de ADN, porque la función de las proteínas codificadas permite múltiples cambios sin alterar la función. Es decir, que puede haber soluciones múltiples para algunos problemas evolutivos, pero soluciones únicas para otros.

14.4. Los genes fosilizan ante la ausencia de selección natural

Carroll (2006) describe pormenorizadamente genes que se han fosilizado por adaptación de los organismos a nuevos am-

bientes donde su acción no era imprescindible y no aportaba ventajas en aptitud. Muchas especies de peces pertenecientes a grupos filogenéticamente muy distintos habitan en cuevas a las que la luz solar no tiene acceso. Muchas han perdido los ojos y el color en sus tegumentos. Todas tienen parientes próximos con visión y colorido externo. En un estudio descrito por Carroll, dos poblaciones de estos peces troglodítas mostraron pérdida de actividad en el mismo gen que afecta a la pigmentación debido a la desaparición de ciertas bases de ADN, pero las bases eliminadas no fueron las mismas en los dos casos, lo que demuestra que ambas poblaciones perdieron el color de forma independiente. La relajación de la selección natural en poblaciones en las que el colorido y la visión han perdido cualquier posible función es la explicación. La fosilización de genes demuestra que la selección natural no sólo crea nuevas funciones, sino que además mantiene funciones activas. Las adaptaciones son todos aquellos procesos y estructuras que aparecen, y son conservados, por la selección natural. Es, por tanto, una desvirtuación del término referirse a ellas sólo cuando aparecen como novedades en un grupo de organismos (véase capítulo 2). Las restricciones filogenéticas son adaptaciones en muchos casos, y su conservación es una prueba contundente del poder de la selección natural.

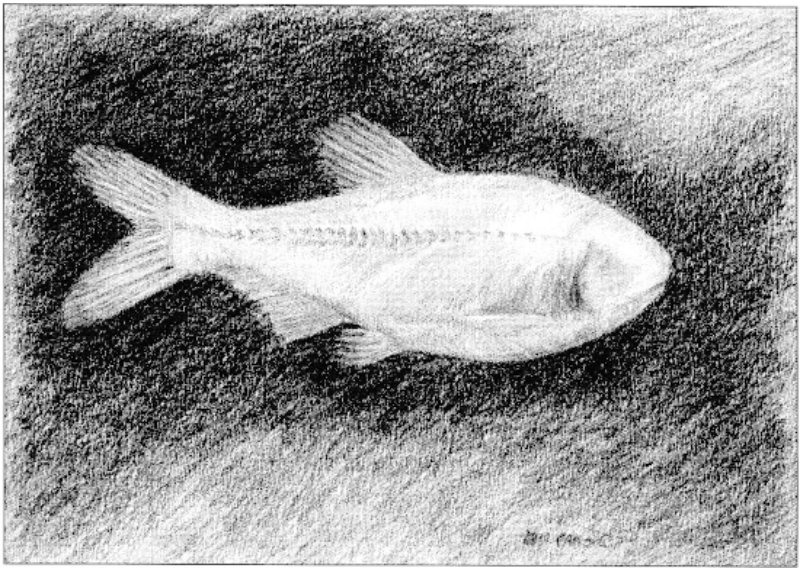


FIGURA 77. Los peces ciegos, típicos de muchos sistemas de cuevas en el mundo, son ejemplos de cómo los genes fosilizan y pierden su función cuando la selección natural deja de actuar, manteniendo su estructura funcional. Las mutaciones que inactivan a los genes que determinan la pigmentación y la formación de ojos viables son distintas en distintas especies y poblaciones, pero en todos los casos hay una convergencia en cuanto a la causa de la inoperancia de la selección natural: falta de luz, que favorece la visión y el colorido señalizador o críptico.

14.5. Diferentes medios para el mismo fin adaptativo

Carroll (2006) relata también casos en los que se emplean diferentes medios genéticos para alcanzar un mismo fin. La aparición de proteínas anticongelantes en peces antárticos y árticos es uno de ellos. En peces antárticos las proteínas que impiden la formación de cristales de hielo en los tejidos muestran una estructura repetitiva de tres aminoácidos que proceden de parte del código (letras de ADN) de una enzima digestiva que contiene esa secuencia. Ello se sabe porque el texto de ADN adyacente al gen anticongelante es sorprendentemente similar al que está próximo al gen de la enzima digestiva. En los peces ár-

ticos la molécula de la proteína anticongelante no muestra ningún parentesco con la de la enzima digestiva. Además, las secuencias de aminoácidos en las partes de las proteínas que sirven para separarlas en pequeños péptidos (proteínas pequeñas) anticongelantes no son las mismas, ni lo es la enzima que corta la proteína en péptidos. El origen evolutivo de las proteínas anticongelantes en ambos grupos de peces es lo que deberíamos esperar por sus posiciones separadas en el árbol filogenético y por el distinto momento geológico en que se helaron los océanos Antártico y Ártico (separados por unos 10 millones de años). Hay más de una manera de generar péptidos que absorben cristales de hielo. Otro ejemplo son los venenos neurotóxicos que destruyen la comunicación entre neuronas. Las anémonas, los escorpiones, ciertos caracoles marinos y ciertas serpientes han desarrollado venenos letales neurotóxicos distintos pero con una función común: paralizar a enemigos o presas. La necesidad ha creado la selección sobre variación aleatoria en distintos genes a lo largo de eones de tiempo.

14.6. Tiempo, azar y selección natural

Carroll (2006) demuestra que los escenarios adaptativos pueden detectarse en el ADN, por la duplicación o fosilización de genes vinculados a determinadas funciones vitales de los organismos, y por su asociación temporal con cambios ecológicos (nuevas dietas, nuevos hábitats, nuevas necesidades defensivas). La convergencia adaptativa que revelan no se refiere ya al fenotipo, sino al propio material hereditario que lo codifica. Carroll propone que 1. dado suficiente *tiempo*, 2. mutaciones idénticas o equivalentes aparecerán repetidamente por *azar*, y 3. su destino (preservación o eliminación) será determinado por las condiciones de *selección* sobre los rasgos fenotípicos afectados.

Tiempo, azar y selección. Ésta es una versión basada en la biología molecular de la síntesis neodarwinista de hace medio siglo, que tuvo que contentarse con ecuaciones y comparaciones entre organismos fundamentados en caracteres fenotípicos.

Carroll (2006) desarrolla el ejemplo de la aparición, en cuatro órdenes distintos de aves, de opsinas ajustadas a responder a longitudes de onda muy bajas, en el ultravioleta (320-400 nm). En los cuatro, el cambio en la opsina se basa en una mutación concreta de adenina a timina en la posición 268 del gen codificador. ¿Qué probabilidad hay de que exactamente la misma mutación se dé en diferentes especies? Con las frecuencias de mutación por base conocidas en animales (una por cada 500 millones de bases), los tamaños poblacionales de algunas especies comunes hoy día (varios millones de individuos) y sus fecundidades (individuos nuevos por año), se obtiene que una mutación concreta en una de estas especies podría producirse una vez cada 750 años. Durante un millón de años (un instante geológico), la mutación de A a T podría ocurrir 1.200 veces. Si varias mutaciones pueden dar lugar al mismo resultado, como ocurre con cambios en el gen *MC1R* responsable del melanismo en muchos animales, la probabilidad aumenta considerablemente. La fosilización de ciertos genes es todavía más probable. Mientras que hay normalmente pocas maneras de cambiar un gen a una forma funcional nueva, hay muchas maneras de destruir su función. Un 5% de los cambios en una sola base de ADN inhabilitan normalmente a un gen cualquiera. Genes inactivos deben aparecer con una frecuencia sorprendentemente alta (1 de cada 2 millones de nacidos según el ejemplo anterior). Si la función de dichos genes es vital, todos los individuos portadores terminan por ser eliminados del *pool* de reproductores por selección natural. Con sencilla aritmética podemos ver que la mutación a opsinas receptoras de radiación ultravioleta ha tenido que producirse repetidas veces en la ma-

yoría de las especies de aves y en número incontable en sus ancestros. Muchas de estas mutaciones se pueden haber perdido por azar en las primeras generaciones, pero si existe selección acabará por actuar sobre estas innumerables mutaciones. Aunque la selección natural sólo aproveche las oportunidades brindadas por las frecuentes mutaciones aleatorias ocasionalmente, la frecuencia de éstas garantiza el cambio evolutivo que observamos en el ADN. Hay que puntualizar aquí que los genes no sólo afectan a rasgos fenotípicos simples, sino que muchos de ellos están implicados en procesos mucho más complejos que permiten plasticidad fenotípica, como hemos visto en capítulos anteriores. Muchas veces la variación genética está presente y lo que hace la selección es favorecer o limitar su expresión. En estos casos, el efecto de la selección natural puede ser mucho más rápido que el calculado de acuerdo con la frecuencia de mutaciones funcionales, como señala West-Eberhard (2003).

Según los cálculos anteriores, la ausencia de visión en ultravioleta en muchas aves sólo puede indicar ausencia de selección fuerte en sus ancestros, no falta de mutaciones adecuadas. Cualquier mutación puede ser activamente preservada por selección, activamente rechazada por selección, o ser neutra e ignorada por la selección. Hay muchas posibles mutaciones en la posición 268 del gen de la opsina que dan lugar a distintos aminoácidos. Sólo se dan tres alternativas en esta posición del gen en un estudio de 45 especies de aves de 35 familias distintas. La probabilidad de que esto sea por azar es extremadamente reducida. Ello significa que todos los otros posibles cambios en esta posición han sido rechazados una y otra vez durante la evolución de las aves. En presencia de determinadas condiciones ecológicas o de presiones debidas a la selección sexual, la mutación a cisteína en la posición 268 de la opsina normalmente perceptora del violeta, ha sido favorecida, mientras en otras condiciones no lo ha sido y se ha conservado el aminoácido se-

rina en dicha posición. La presencia de cualquier otro aminoácido en dicha posición ha sido rechazada una y otra vez. Citando a Carroll: "Éste es el poder de la selección natural". La historia tiene un componente probabilístico en sus detalles, pero existe un proceso determinista, la selección basada en la lucha por la vida, que produce la necesidad de los cambios en el transcurso de vastos períodos de tiempo. La convergencia evolutiva que tan bien describen Conway Morris y Carroll es el producto de la probabilidad de mutaciones equivalentes y de la similitud de las condiciones de selección. Del azar y de la necesidad, como lo describió el gran biólogo Jacques Monod (1977), y de la inmensidad del tiempo.

15
ALTRUISMO, GAIA Y OTROS DEBATES

> No debe olvidarse que aunque un alto nivel de moralidad confiere sólo una escasa o nula ventaja a cada individuo y sus hijos sobre otros miembros de la misma tribu, sin embargo un aumento en el número de hombres virtuosos y un avance en el nivel de moralidad seguramente ofrecerán una inmensa ventaja a una tribu sobre otra. Una tribu que incluya muchos miembros que, por poseer un grado elevado de patriotismo, fidelidad, obediencia, valor y simpatía, estén más dispuestos a ayudarse entre sí y a sacrificarse por el bien común, sería victoriosa sobre la mayoría de otras tribus; y ello constituiría selección natural. (Charles Darwin, 1871)

15.1. Niveles de selección

En este capítulo voy a comentar algunas propuestas, que aunque no conciernen directamente a la importancia evolutiva de la selección natural, a veces se confunden con críticas al papel de la misma. Uno de los temas polémicos que a veces se menciona en ciertas críticas a la síntesis neodarwinista es el de los agentes sobre los que actúa la selección natural. ¿Sólo serían individuos, como predica el darwinismo clásico, o la selección podría también operar sobre otros niveles de organización? Ya hemos tratado la selección de especies en el capítulo 5, por lo que no voy a tratar este nivel aquí. Me voy a centrar en tres niveles distintos que se han propuesto como sujetos potenciales de selección natural. Éstos son los grupos sociales (selección de grupos), los sistemas de desarrollo (teoría de sistemas) y, por último, el planeta entero (personificado en Gaia).

15.2. La evolución del altruismo como problema

La primera propuesta a tratar concierne al nivel de grupos de organismos, especialmente de animales sociales. ¿Podría la selección operar también sobre grupos? Es importante discer-

nir si la selección de grupos es algo distinto a la selección natural, o sólo su aplicación a otro nivel de organización. Ya veíamos que la selección de especies cabalga sobre la selección natural en poblaciones y apenas muestra autonomía respecto de ella (capítulo 5). Además, no plantea patrones que requieran necesariamente una explicación en términos de selección de especies. La selección de grupos, a diferencia de la de especies, que carece de mecanismo, está basada en la competencia directa entre grupos por recursos necesarios para crecer, por lo que el mecanismo selector sería el mismo que para la selección natural de individuos, pero a un nivel distinto. Además existe un fenómeno supuestamente difícil de explicar por selección natural, el altruismo cooperativo entre miembros del mismo grupo presente en muchos animales sociales. La evolución del altruismo en los animales fue un punto crítico contemplado por Darwin y que podría invalidar su teoría; altruismo en el sentido evolutivo es cualquier sacrificio de la capacidad reproductora de un individuo para favorecer la reproducción de otro. La generosidad o benevolencia hacia otros individuos sin repercusiones negativas sobre la aptitud del benefactor no es altruismo evolutivo. Todavía menos lo es la generosidad que reporta beneficios sociales, como en animales donde el estatus social puede basarse en actividades beneficiosas para otros.

Sin embargo, hay casos claros de sacrificios en aptitud potencial para beneficiar a otros individuos. El ejemplo más claro lo constituyen las castas estériles de muchos insectos sociales. Darwin se preguntó cómo podía evolucionar el sacrificio de la capacidad reproductora en las castas estériles de muchos insectos sociales si la selección natural favorecía siempre la reproducción a la mayor intensidad posible. Era consciente del problema de que la tendencia a la esterilidad debía ser sistemáticamente combatida por la selección natural. Propuso que las castas estériles favorecían la propagación genética de los repro-

ductores de la colonia (las reinas presentes y futuras y los machos), y que, por tanto, cualquier tendencia a la reproducción "egoísta" en las llamadas obreras llevaría al fracaso de la colonia en su totalidad. Sólo colonias donde hubiera esterilidad en la mayoría de sus miembros sobrevivirían y producirían nuevas colonias. La esterilidad en las obreras era activamente promovida por los reproductores (manipulación química por feromonas) por selección natural entre colonias. Para Darwin, la selección en los insectos sociales operaba sobre colonias, no sobre individuos. Igual que las células componentes de un organismo pluricelular no tienen ya autonomía y funcionan como un todo en beneficio del organismo resultante, los miembros de una colonia formarían un superorganismo. La selección natural, según Darwin, también puede actuar sobre grupos de organismos como si se tratara de individuos en especies menos sociales. Darwin había inventado la *selección de grupo* para explicar el altruismo absoluto de las castas estériles. En *El origen del hombre* aplicó este concepto a los grupos humanos, como se destaca en la cita incluida al inicio del capítulo. Los grupos humanos tendrían más éxito frente a otros grupos si se componían de individuos altruistas que si estaban formados por individuos egoístas.

15.3. ¿El bien de la especie como finalidad de la adaptación?

El concepto de la selección de grupo de Darwin llevó más tarde a un concepto de selección de especies de una forma imperceptible y no basada realmente en el concepto de selección natural de Darwin. Especialmente los estudiosos del comportamiento animal y los naturalistas comenzaron a utilizar "el bien de la especie" como fin último de las adaptaciones (no sólo sociales, sino en general) que describían sin darse cuenta de que

la selección natural, según Darwin, operaba normalmente sobre individuos, y como mucho, sobre grupos sociales en circunstancias especiales. Cualquier conducta como la de alimentarse o huir de los depredadores era (y es en muchos documentales de naturaleza todavía hoy) explicada como favorecedora de la especie (favorece a la especie sólo en el sentido de que ésta se compone de individuos que son favorecidos cuando presentan dichas conductas). Sin embargo, es dudoso que la selección natural pueda actuar sobre especies (véase capítulo 5). Ya veíamos antes que la selección de especies todavía busca algún fenómeno que explicar. La selección natural no tiene ninguna forma de favorecer caracteres que aseguren el bien de la especie (es decir, la disminución del riesgo de extinción en un futuro desconocido), frente a caracteres que favorecen la propagación reproductiva de los individuos portadores en el presente. La prueba es que la extinción es frecuente. Sólo *a posteriori* puede observarse que ciertos caracteres favorecen la supervivencia de especies o grupos de ellas frente a la extinción, pero ello es un resultado colateral de la selección de rasgos que favorecen la reproducción de los individuos que portaban dichos caracteres.

Imaginemos un rasgo de comportamiento que reduce la explotación de recursos al mínimo necesario para subsistir en los individuos portadores. Quizá en una crisis ambiental futura esta prudencia en el uso de recursos sería premiada con la supervivencia frente a individuos más derrochadores, pero antes de que la crisis llegue el rasgo habrá perdido la batalla frente a caracteres que determinan una explotación máxima de recursos. El argumento clásico de todo tipo de explotadores humanos tiene sentido evolutivo: ¿para qué ahorrar hoy si los recursos se los va a llevar el vecino de todos modos? Es la famosa tragedia de los bienes comunes tan conocida por los economistas. La sobreexplotación de las pesquerías es un ejemplo clarísimo de cómo este egoísmo rentable a corto plazo puede terminar con

el recurso a largo plazo. La lógica, inconsciente o no, está basada en que, cuando se termine, los explotadores vivirán en la opulencia o se habrán pasado a otro negocio. La prudencia evolutiva asegura una reproducción de los individuos menor y, por tanto, una propagación de los genes que favorecen dicho carácter insuficiente para persistir en la población. Esta tendencia a explotar los recursos al máximo sin pensar en las consecuencias, no sólo caracteriza a los humanos, sino a los organismos en general. La prudencia con miras al futuro es algo combatido por la selección natural de variantes aquí y ahora. Darwin lo sabía, pero no así muchos de sus seguidores.

La idea del "bien de la especie" es por tanto una tergiversación inconsciente de la idea original de la selección natural. Los etólogos clásicos como Konrad Lorenz abusaron de este concepto y de una selección de grupo banal para explicar comportamientos de contención de la agresión en muchos animales. Estudios posteriores han detectado una enorme cantidad de agresión letal intraespecífica en todo tipo de animales, incluidos múltiples casos de infanticidio. La muerte de crías de la misma especie es tremendamente frecuente, y no una aberración. Siempre se produce cuando favorece la reproducción del individuo que mata. No hay "bien de la especie" en estas conductas ni en muchos otros ejemplos de comportamiento letal. Lorenz sólo utilizó la aparente restricción de la agresión en animales sociales para contrastarla con la capacidad letal en la especie humana. Todas las especies pacíficas que describió han resultado ser tan letales como los humanos, aunque, eso sí, sin la organización social o la tecnología necesarias para el genocidio o la guerra total. Lo único que nos distingue de los demás es la eficacia tecnológica. La guerra a muerte entre grupos se ha observado en hienas, lobos, chimpancés, hormigas y un largo etcétera de animales sociales. En otros menos sociales es simplemente la agresión intraespecífica hasta que la muerte o la

huida de uno de los contendientes los separe. Poco queda ya del bien de la especie en el estudio científico del comportamiento y empieza a desaparecer hasta de los documentales televisivos.

15.4. La selección de grupos razonada y su crítica

La utilización del bien de la especie para explicar adaptaciones fue encauzada hacia un terreno más científico por el biólogo escocés Wynne-Edwards a principios de la década de los sesenta. A diferencia del concepto banal y no razonado de bien de la especie propagado por los estudiosos y divulgadores de la vida animal a mediados del siglo pasado, el concepto de selección de grupo de Wynne-Edwards (1962) establecía condiciones estrictas para que funcionara y predecía limitaciones en la fecundidad de los individuos. Propugnaba que el altruismo observado se debía a la selección de grupos, y que ésta podía funcionar frente a la selección de individuos. Los grupos de altruistas prevalecían frente a los de egoístas en determinadas circunstancias. Wynne-Edwards veía altruismo por todas partes, muchas veces en circunstancias fácilmente explicables por selección entre individuos. Según él, las aves se agrupaban en bandos para ver cuántas eran y ajustar su reproducción a los recursos disponibles, no para encontrar alimento o evitar a depredadores. George C. Williams (1966), en el libro que dio el pistoletazo de salida a la nueva ecología evolutiva, criticó a Wynne-Edwards por la incapacidad de la selección de grupos para hacer frente a la selección de individuos (de sus predisposiciones genéticas, siendo estrictos), y por la falta de parsimonia o la innecesaria complicación en sus explicaciones de los comportamientos sociales.

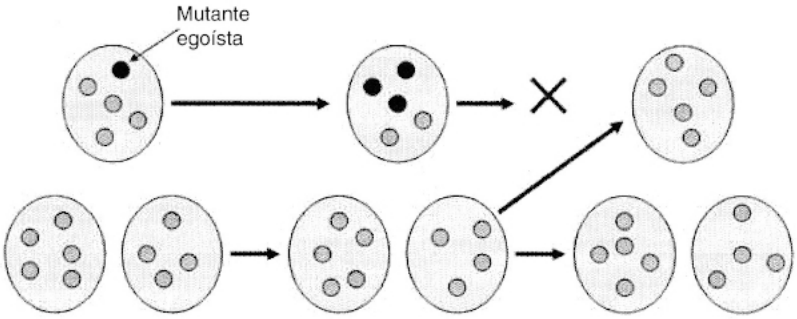


FIGURA 78. Modelo de selección de grupo clásico: el altruismo evolutivo (*color gris oscuro*) favorece el crecimiento y la multiplicación de los grupos, mientras que los grupos con predominio de variantes egoístas (*color negro*) sucumben en la competencia con otros grupos. Este modelo no aclara cómo el sector altruista de los grupos se mantiene frente a la continua aparición de más exitosas variantes no altruistas dentro de los grupos, ni tampoco por qué la velocidad de multiplicación de grupos puede exceder a la de desaparición dentro de los grupos de variantes no altruistas por selección natural. Fuente: Modificado de www.ento.ut.edu.

Los argumentos de Williams y de otros que vinieron después se resumen en que los grupos se propagan necesariamente a una velocidad más lenta que los individuos que los componen (si no hay grupos estables sin fisión es imposible la selección entre grupos). Dentro de cada grupo las tendencias altruistas pierden frente a las egoístas (las que priman la propia reproducción), de forma que cuando llega el momento para los grupos de competir y medir sus fuerzas, las tendencias altruistas han sido derrotadas en todos los grupos competidores. No habría por tanto diferencias entre grupos en las proporciones de individuos altruistas, lo que podría determinar el éxito de grupos con más altruistas sobre aquéllos con menos, ya que la frecuencia de altruistas en todos los grupos sería insignificante. Si hay tendencias altruistas en los grupos es porque favorecen a los individuos que las presentan, es decir, que sólo son aparentemente altruistas. El debate sobre selección de grupos parecía cerrado.

15.5. La selección de parentesco y la nueva selección de grupos

Fue William D. Hamilton (1964) quien resolvió la paradoja de los insectos sociales sin apelar a la selección de colonias. Al estar las colonias de estos insectos y los grupos sociales de muchos otros animales compuestos por parientes que comparten muchos genes, se vería favorecido el sacrificio a favor de los parientes, porque si el beneficio para éstos era suficientemente grande, compensaría desde el punto de vista genético el sacrificio realizado. Matemáticamente, la regla de Hamilton predice altruismo en animales que conviven con sus parientes en función de la magnitud del coste para el actor, los beneficios para los receptores del acto de generosidad y la relación de parentesco entre actor y receptores. La acción primada por los genes que favorecían tendencias altruistas beneficiaba la propagación de los mismos genes en los parientes de los individuos altruistas. Esta selección de parentesco explicaría muchos casos de altruismo en la naturaleza.

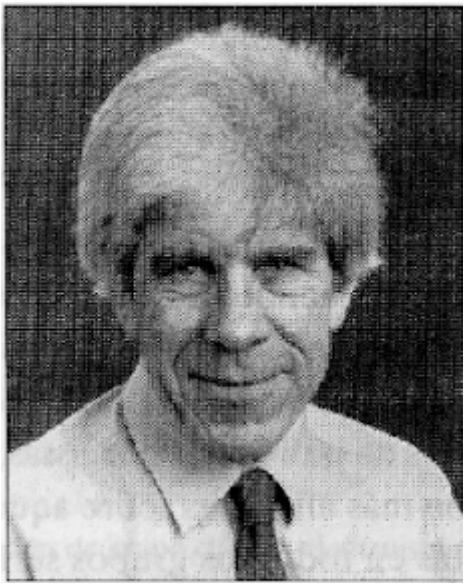


FIGURA 79. William D. Hamilton (1936-2000) fue uno de los más brillantes teóricos de la evolución del siglo XX. En 1964 explicó el altruismo como una forma de perpetuación de los genes en grupos familiares. Sus múltiples contribuciones teóricas moldearon la ecología evolutiva de las últimas décadas.

El ecólogo David S. Wilson (no debe confundirse con Edward O. Wilson) presentó en 1980 un modelo de selección de grupos en el que los grupos no producían otros grupos (eliminando así el problema filosófico de que los grupos no son individuos, véase capítulo 5), sino que se deshacían periódicamente y formaban un *pool* común del que surgían más tarde los nuevos grupos, "grupos con rasgos comunes" (del inglés *trait-groups*), como él los llamó. Si los individuos se asociaban por poseer rasgos comunes (por ejemplo, ser altruistas o egoístas), los altruistas acabarían compartiendo grupos, y éstos serían más eficaces que los grupos de egoístas bajo el famoso lema de los tres mosqueteros. En esta situación, los genes del altruismo beneficiarían principalmente a genes altruistas y los genes egoístas sólo perjudicarían a otros genes egoístas (siempre por medio de sus efectos fenotípicos, para que nadie interprete que se

describen genes con consciencia e intenciones). Esta mezcla periódica de individuos podía hacer funcionar a la selección de grupo frente a la implacable selección individual contraria dentro de los grupos. La diferencia entre los modelos clásicos de selección de grupos criticados por Williams y el modelo de D. S. Wilson es que los altruistas no están condenados a ser explotados en el seno de sus pequeños grupos por los egoístas hasta la extinción de sus rasgos, sino que tienen ocasión de elegir de vez en cuando con quién quieren agruparse. Ello permite aumentar la frecuencia de altruistas en ciertos grupos por encima del umbral en el que su frecuencia permite obtener ventajas selectivas en la competencia entre grupos. En general, cualquier situación que permita que la acción de los altruistas beneficie a otros altruistas en lugar de hacerlo a los egoístas facilitará la acción de la selección de grupos.

15.6. ¿Sin competencia entre grupos no hay altruismo?

Primero, hay que mencionar que es dudoso que el altruismo sea un problema tan importante como pensaban Darwin y sus seguidores. Muchos organismos se agrupan por los beneficios que obtienen de la cooperación. La prevalencia del mutualismo en la naturaleza (capítulo 11) indica que no es necesario compartir genes para cooperar. La cooperación es en muchas ocasiones beneficiosa para todas las partes implicadas debido a las sinergias que conlleva (Corning, 2005). Es decir, que la cooperación es algo que surge de forma espontánea en muchas situaciones y es favorecida por selección natural frente a estrategias menos cooperadoras. El altruismo real es mucho menos frecuente que el aparente, basado en el beneficio que obtienen las partes implicadas en muchas asociaciones simbióticas y relaciones sociales. Para demostrar altruismo reproductivo hay que

desechar primero la posibilidad de que todas las partes se estén beneficiando a largo plazo de la relación frente a una situación de ausencia de vínculos.

Por otro lado, hay que dejar claro que David S. Wilson se basa en la lucha por la vida igual que los modelos de selección individual o de parentesco, pero esta vez entre grupos. Sólo puede haber rasgos favorecidos por selección de grupos si hay competencia entre grupos. El legado de rasgos altruistas en los humanos y otros animales denota, según esta teoría, la existencia de una competencia feroz entre grupos en el pasado que determinó la desaparición de ciertos grupos. En humanos esto se llama genocidio y lleva practicándose desde tiempos inmemoriales, como nos demuestra la historia y la antropología. La tendencia a combatir a otros grupos se llama xenofobia. Aunque Wilson no lo diga tan claro, lo que se deduce de sus modelos de selección de grupo es altruismo dentro del grupo y competencia a muerte entre grupos. Para Wilson, la selección de parentesco que planteó William D. Hamilton para explicar la evolución del altruismo es un caso particular de su modelo. En este caso, los individuos se agrupan por parentesco, y los genes afectan a los mismos genes en otros individuos que proceden de antepasados comunes. No se trata de buscar individuos similares en cuanto a comportamiento para agruparse con ellos, por que ya se nace entre ellos. La tendencia de agrupación contagiosa que Wilson predica en sus modelos podría hacer funcionar la selección de grupo.

Una vez originada la conducta altruista en estos grupos que se forman y se deshacen por agrupamiento contagioso según conducta (ello podría ocurrir fácilmente si los individuos con conductas diferentes poseen rasgos morfológicos externos que los distinguen), la selección de grupo se mantendría a sí misma en un escenario de competencia entre grupos. Cualquier tendencia a reducir la importancia de los grupos en la competen-

cia por los recursos haría desaparecer las tendencias altruistas. Una predicción de la idea de Wilson es que si la importancia de los grupos humanos se reduce, también lo hará el altruismo. Si seguimos siendo supuestamente altruistas es porque sigue siendo importante pertenecer a grupos para prosperar. Éstos pueden ser clubes deportivos, mafias, sectas religiosas, naciones o etnias. Los modelos de selección de grupo, a pesar de lo que afirman el filósofo Elliott Sober junto con Wilson en su reciente libro sobre el altruismo *Unto Others* (1998), pintan un cuadro sombrío de por qué somos altruistas, y qué se necesita para que lo sigamos siendo. Casi es más alegre la perspectiva de que somos falsamente altruistas, porque así aumenta nuestro estatus social al demostrar la capacidad para permitirnos ser generosos (difícilmente un indigente puede ser generoso al mismo nivel que un potentado). O que somos falsamente altruistas, como explicó Robert Trivers (1971), porque controlamos quién nos debe favores y reclamamos contrapartidas cuando la situación lo requiere ("Hoy por ti, mañana por mí"). Al menos las teorías sobre nuestro falso altruismo evolutivo no necesitan del permanente conflicto y competencia entre grupos para mantenerse. Y repito lo de evolutivo, porque toda esta cuestión del altruismo no trata para nada el altruismo psicológico, que es lo que normalmente se entiende por altruismo en otros contextos. Podemos considerarnos tremendamente generosos ante nosotros mismos y el resto del mundo sin ser evolutivamente altruistas, es decir, sin sacrificar para nada nuestro potencial reproductor y por tanto la capacidad de propagación de nuestros genes. Por último, hay que mencionar que la validez de los modelos sofisticados de selección de grupo no está en duda. Pueden funcionar sobre el papel y explicar ciertas conductas sociales, especialmente en humanos, tradicionalmente tan dados a los conflictos entre grupos. La evolución de patógenos benignos podría ser un ejemplo de prudencia en el uso de los

recursos (los hospedadores) favorecida por la selección de grupos. Los hospedadores expuestos a variantes virulentas no sobreviven para transmitir estos rasgos, pero sí lo hacen los portadores de variantes benignas. Pero que nadie se engañe sobre las implicaciones de estos modelos sobre altruismo. En lugar de estar basado el altruismo en el beneficio individual o familiar, como señalan Trivers y Hamilton, el altruismo de Wilson y Sober lo está en la competencia entre grupos con sus desagradables secuelas, odio intergrupal y eliminación de grupos rivales. Esperemos por nuestro bien que Trivers y Hamilton tengan razón.

15.7. Selección de individuos o de genes como dos perspectivas del mismo fenómeno

Una crítica al seleccionismo de genes, iniciado por Williams en 1966 y que llegó a su apogeo con el popular libro *El gen egoísta* de Richard Dawkins diez años después, se basa en que lo que se selecciona son fenotipos completos, o si se quiere genomas enteros y no genes desnudos y aislados de su entorno genético. Esta crítica ha sido enunciada por Gould, por Jablonka y Lamb, por Lewontin y por infinidad de espíritus críticos en la biología y en las ciencias humanas. Hay un cierto diálogo de sordos entre ambas posturas. Los críticos pretenden que creamos que piensan que Dawkins cree que los genes son actores conscientes de sus propios intereses. Las metáforas de Dawkins le han jugado alguna mala pasada, y el título de su libro, a pesar de su enganche con el público, ha dado lugar a muchas malas interpretaciones. Es indudable que personas tan brillantes como Gould o Lewontin no pueden realmente creer en que alguien conceda autoconciencia a los genes, pero queda bien hacerlo como argumento contra el determinismo genético. El de-

terminismo génetico es supuestamente la idea de que los genes determinan los caracteres fenotípicos hasta en sus mínimos detalles (incluida, y aquí está el problema, la conducta humana), y es, por supuesto, el enemigo público número uno de toda buena conciencia.

Ello conduce al debate sobre a favor de quién opera la selección natural, si de genes, organismos, grupos, etc., debate que llena libros enteros. En realidad, la selección no opera a favor de ningún agente, con consciencia o sin ella. Simplemente ocurre, y su acción se detecta por cambios fenotípicos en los organismos o cambios en los genes o en sus frecuencias. Grupos de moléculas se asociaron sin ninguna idea preconcebida; al asociarse se replicaron mejor, al formar células se propagaron mejor aunque las moléculas necesariamente tenían que residir dentro de esas complejas estructuras, las células agrupadas consiguieron propagarse mejor que las células solitarias, y así sucesivamente. Como ha señalado Corning (2005) con su darwinismo holista, la selección natural ha favorecido las asociaciones entre entes biológicos en muchas ocasiones, debido a que los elementos de una asociación se replican mejor que si estuvieran separados. Las células o los organismos no se propagan para favorecer a los genes, simplemente lo hacen. Los genes determinan la estructura de las proteínas y no al revés, y por ello son más interesantes para estudiar el cambio evolutivo que otras moléculas o niveles de organización, pero también se puede estudiar éste por cambios en proteínas o en la fisiología o morfología de los organismos. Afirmar, como algunos evolucionistas, que los organismos son vehículos de sus genes es una metáfora inexacta, porque los replicantes supuestamente al volante (los genes) son totalmente dependientes del vehículo y no tienen autonomía alguna. Su propia replicación necesita de proteínas y de complejas estructuras celulares. Decir que los genes son las únicas moléculas que se perpetúan intactas, ya

que los organismos mezclan sus características por medio del sexo (Williams, 1992), es olvidar a todas las proteínas que también se perpetúan entre generaciones "utilizando" a los genes para ello, o simplemente como parte del citoplasma de los óvulos o propágulos. Podríamos preguntarnos quién utiliza a quién, pero es volver a buscar actores donde no los hay. Los humanos siempre queremos encontrar el *qui bono* en cualquier proceso, el agente favorecido, pero ello no es sino una forma automática de pensar que deriva probablemente de la importancia de las interacciones sociales en la evolución del cerebro humano. Nos es difícil entender que la selección natural no sirve para nada ni favorece a nadie[15], sino que es un proceso automático que simplemente se produce una vez que hay replicación. Los genes se propagan sin tener un ápice de consciencia sobre ello, como no tienen los organismos consciencia alguna de su papel en la evolución. Sólo los humanos nos preocupamos por el futuro de la especie, o eso dicen. Cualquier lectura de un diario revela rápidamente que a la mayoría de las personas les preocupa muy poco lo que trasciende una perspectiva de unas pocas décadas. Algún político español se preguntaba en el congreso de los diputados por qué los linces eran tan poco astutos para no ver que se estaban extinguiendo al cruzar las carreteras por la noche. ¿Por qué iban a tener los linces más noción del riesgo de extinción de su especie, o de que constituyen una especie por la que hay que preocuparse, que los humanos, a los que poco nos importa nuestra propia supervivencia como especie a juzgar por el bombardeo continuo de noticias deprimentes en los medios de comunicación?

Los genes se propagan por la reproducción de sus fenotipos, eso está claro (excepto para los virus). Son los fenotipos sobre los que actúa la competencia por los recursos que da lugar a selección natural, no los genes (excepto en algunos casos de competencia directa entre genes por pasar a los gametos, que tam-

bién la hay). Los genotipos aseguran la transmisión de rasgos entre generaciones. Pero lo que dicen Williams, Hamilton y Dawkins es que se puede entender mejor la aparición de ciertos rasgos si contemplamos su evolución desde el punto de vista de genes que codifican adaptaciones que permiten su propia propagación, en lugar de verlo como rasgos de individuos que favorecen su propia reproducción. Es decir, contemplar el cambio evolutivo desde el punto de vista de la transmisión y no desde el de las interacciones ecológicas. Son sólo formas distintas de contemplar el mismo fenómeno. Sin embargo, el punto de vista de la transmisión de genes permite entender la esterilidad de ciertas castas de insectos sociales y todos los fenómenos de selección de parentesco e incluso de selección de grupo. En estos casos, los genes que favorecen el altruismo se han transmitido siempre que el sacrificio de sus portadores ha beneficiado principalmente a individuos con genes de altruismo. Los fenotipos que compiten en estos casos son colonias o grupos, pero para entender por qué los fenotipos para estos rasgos no son los individuos como ocurre normalmente, hay que entender cómo los genes de todos los miembros de las colonias o grupos funcionan como genotipos integrados en los que los genes tienen aptitudes inclusivas basadas en la suma de las aptitudes de los miembros portadores (este argumento no sirve para la selección de especies, la mayoría de cuyos miembros no interaccionan entre sí). Esto sólo se puede hacer adoptando la visión génica de Hamilton.

15.8. La selección de formas de desarrollo: ¿una alternativa real?

Otra forma de ver el fenómeno de la selección natural de fenotipos es el de contemplarlo como la selección de formas

completas de desarrollo. Susan Oyama (2000) y otros partidarios de la teoría de selección de sistemas afirman que la selección natural no discrimina entre genes (en realidad, alelos de un mismo gen), sino entre maneras de conducir del cigoto al fenotipo adulto reproductor. Todo correcto. Pero parece una forma muy complicada de decir que se seleccionan fenotipos y que existe una selección de fenotipos independiente de los cambios génicos. West-Eberhard (2003) describe cómo los individuos heredan genes, pero también condiciones ambientales de sus padres. Los fenotipos se heredan no sólo porque se heredan genes, sino porque se heredan ambientes, que, en un contexto de plasticidad fenotípica, dan lugar a los mismos fenotipos en generaciones sucesivas. Aunque cambien ciertos genes entre generaciones, puede que los fenotipos sigan inalterados porque su acción es acomodada por la plasticidad. Y viceversa, si el ambiente cambia entre generaciones puede que cambien los fenotipos aunque no haya cambio genético alguno. Esta cierta independencia de la herencia de los fenotipos de la de genotipos debido al fenómeno ya descrito de la plasticidad fenotípica (capítulo 9), no implica que a la larga el cambio fenotípico y la evolución génica estén desacoplados. Es el cambio de genes el que estabiliza los cambios fenotípicos y asegura el cambio evolutivo a largo plazo. En cualquier caso, la herencia de fenotipos de West-Eberhard es lo mismo que la evolución de sistemas de desarrollo de fenotipos de Oyama, y predice la no necesaria vinculación directa en todo momento de cambio fenotípico y genético. Ambas ideas deben tener en cuenta que para que haya variación en sistemas de desarrollo suficiente para producir cambio evolutivo detectable es necesario que intervengan los genes constructores del desarrollo, como demuestra la Evo-Devo. Seleccionando sistemas de desarrollo se acaba por seleccionar genes, por lo que la perspectiva de Oyama resulta una matización al modelo original de selección de fenotipos

plásticos de West-Eberhard. Los genes tienen mala prensa en ciertos círculos por motivos ideológicos (nos hacen perder el libre albedrío), pero, al final, cualquier cambio evolutivo pasa por los genes.

15.9. Gaia y Daisyworld: modelos con truco

La hipótesis de Gaia sobre un planeta cuyo clima está regulado de forma benévola para todos por los organismos que lo habitan (Lovelock, 1993), ha recibido mucha atención al plantear procesos de evolución de los organismos que no tienen que ver con la selección de variantes exitosas en la lucha por la vida, sino con una especie de cooperación entre los organismos a escala planetaria (parece que para Lovelock los humanos ya no quieren colaborar). Los modelos más avanzados para explicar esta cooperación para mantener condiciones favorables para la vida, los famosos modelos Daisyworld, pretendían hacer compatible esta idea con cierta selección entre variantes más o menos cooperadoras. Sin embargo, la selección natural sólo opera sobre variación beneficiosa de forma inmediata en relación a variantes contemporáneas: el aquí y ahora. Es muy difícil que pueda beneficiar a variantes beneficiosas a escalas temporales y espaciales tan vastas como pretende la hipótesis de Gaia. Los modelos de Daisyworld plantean la existencia de margaritas claras y oscuras que mantienen una homeostasis de la temperatura planetaria al absorber menos o más la luz solar (más flores blancas enfrían la atmósfera y más negras la calientan, y sus frecuencias alcanzan un equilibrio en que ambas pueden prosperar). Diversos autores han demostrado que estos modelos no son estables, y de hecho se basan en numerosas constricciones y sesgos que favorecen la estabilidad. Ello indica que son modelos *post hoc* para explicar algo previamente observado, es de-

cir que las condiciones sobre el planeta son sorprendentemente favorables para la vida. ¿Por qué no pueden surgir margaritas blancas con una temperatura óptima de desarrollo tan baja que con sus efectos sobre el albedo (reflejo de la luz impidiendo el calentamiento de la atmósfera) conduzcan a la muerte de todas las margaritas negras antes de que su crecimiento se pare por la bajada de la temperatura? Porque los parámetros del modelo planteado garantizan que no pueden surgir, ya que de otra manera no funcionaría. La extinción de tantas formas de vida se explica por la incapacidad de la selección natural para ver, metafóricamente hablando, más allá de sus narices. Las sinergias que favorecen las simbiosis y grupos sociales (Corning, 2005) no pueden operar a una escala a la que no existan beneficios directos para las partes implicadas en términos de supervivencia y reproducción.

Además, la estabilidad del clima es dudosa. El clima ha fluctuado violentamente a lo largo de la historia del planeta y no ha sido tan benévolo sobre vastas zonas geográficas durante dilatados periodos. Las glaciaciones cubrieron buena parte de las tierras emergidas durante millones de años sin que ninguna colaboración entre redes de organismos viniera a salvar las condiciones de vida para las innumerables criaturas que debieron perecer en dichas épocas. Algunos violentos cambios climáticos pueden haber llevado a extinciones masivas nada benévolas con la mayor parte de los organismos entonces existentes (parece que hemos producido uno sin saberlo). La formación de la atmósfera rica en oxígeno, tan alabada por los partidarios de Gaia, no fue nada beneficiosa para los numerosos organismos de metabolismo anaerobio entonces existentes. En sus orígenes, la producción de oxígeno por los primeros fotosintetizadores significó una guerra de gases entre distintos tipos de bacterias (Schopf, 2000). Muchos organismos anaerobios perfectamente adaptados a su ambiente fueron exterminados por el

oxígeno atmosférico. Si pensamos en algunos planetas en donde pudo haber vida, pero donde hoy reinan condiciones desoladoras, parece que los mecanismos de cooperación no funcionan adecuadamente en otros astros.

15.10. La homeostasis planetaria como subproducto temporal

Actualmente, muchos teóricos de la evolución postulan que los beneficios a nivel de la biosfera entera derivados de la actividad biológica son efectos colaterales de adaptaciones para la propagación de los organismos. No existe ninguna evidencia real de que las modificaciones del clima se deban a procesos de selección natural a nivel de los organismos. Por ejemplo, la emisión por el fitoplancton marino de sulfito de dimetilo (DMS), induce la producción de nubes, y por tanto, contribuye a regular el clima, dada la escala planetaria de producción de este compuesto. Hamilton y Lenton (1998) propusieron que los organismos del plancton se dispersaban mejor gracias al DMS. Su efecto en el clima era un subproducto de una adaptación para la dispersión. Cuando los ecólogos detectan mecanismos de regulación densodependiente en poblaciones (reducciones de la fecundidad a mayores densidades, por ejemplo) no postulan que los mecanismos son adaptaciones de los organismos para mantener las poblaciones por debajo de umbrales destructivos para los recursos de los que dependen, como hacía Wynne-Edwards (1962), sino que interpretan dichos mecanismos como una consecuencia del intento de todos los individuos por reproducirse al máximo en situaciones en las que muchos fracasan por la dura competencia. La regulación densodependiente es beneficiosa para mantener las poblaciones, pero no es una adaptación.

15.11. El principio antrópico: Gaia como casualidad

La explicación más simple de por qué se han mantenido condiciones benévolas para la vida (mejor dicho, para ciertos organismos) durante tanto tiempo en la Tierra es el llamado *principio antrópico*. El principio antrópico se refiere a procesos aparentemente únicos en los que, de algún modo, participan los humanos. Un ejemplo es la pregunta ¿por qué surgió la vida en la Tierra? El principio antrópico responde que porque si no hubiera surgido, no estaríamos aquí haciéndonos esa pregunta. Sólo un planeta con las condiciones de la Tierra podía haber dado lugar a una mente que desarrollara la teoría de Gaia. Extraer toda una teoría de un solo dato es arriesgado. La teoría de Gaia consiste en extraer una generalización de un cúmulo de casualidades *a posteriori*. El brutal experimento realizado sobre el clima planetario, sin la menor previsión, por ciertas sociedades humanas durante el último siglo, sugiere que no ha habido ningún mecanismo de selección en otros organismos que haya operado para mantener algún tipo de homeostasis planetaria. La idea de Lovelock de que la explicación de la actual crisis climática es que somos especialmente egoístas respecto a otras criaturas se sostiene tan poco como aquellas ideas de Konrad Lorenz sobre que éramos los únicos animales que nos matábamos entre nosotros. Simplemente, tenemos mucho más poder para manejar los ecosistemas. La tendencia, no tanto en Lovelock pero sí en Margulis, a extraer consecuencias éticas de Gaia, como que la vida entera consiste en cooperación, sinergia y colaboración planetaria, parece bastante extraña aunque es enormemente popular, dado su parecido con un cuento de hadas a escala global. Siempre nos han gustado los cuentos, especialmente si apelan a nuestros mejores sentimientos y tienen un final feliz. Parece que Lovelock ya no cree en esto último (¿seremos los malos del cuento?). Como gran mérito de la teo-

ría de Gaia (no de sus panegíricos moralistas) está que Lovelock ha resaltado la interconexión entre organismos y condiciones abióticas a una escala mayor que los tradicionales modelos ecosistémicos o las ideas de fenotipos extendidos de Dawkins o construcción de nichos de Odling-Smee *et al*. (véase capítulo 1). Aunque Gaia sea un subproducto temporal de la evolución biológica, es importante comprender cómo interactúan los ciclos biogeoquímicos a nivel planetario para mantener una cierta homeostasis, y si ello es esperable en otros planetas. El importante papel de la vida para estabilizar la composición de la atmósfera y retener el suelo, y la relevancia de una perspectiva global en la encrucijada de extinción masiva y cambio climático en que nos encontramos, son importantes lecciones de Gaia, aunque sea imposible demostrar que los organismos han evolucionado para contribuir a la homeostasis planetaria.

15.12. ¿Cuántos genes más que los de un gusano se necesitan para justificar nuestra superioridad?

Por último, quiero mencionar un debate menor iniciado a raíz de la publicación del número de genes codificadores de proteínas a bombo y platillo por los promotores del proyecto Genoma Humano. La cifra de unas pocas decenas de miles de genes, prácticamente los mismos que una mosca o un gusano, cayó como un jarro de agua fría sobre todos los periodistas y expertos que esperaban una cifra que reflejara de forma contundente nuestra manifiesta superioridad sobre otros seres vivos. Habría que preguntarse con qué cifra se hubieran contentado. ¿Diez veces más genes que un ratón, cien veces más? Seguro que nos consideramos por lo menos mil veces "mejores" que un ratón. Los gestos y aspavientos de los comentaristas e informadores resultaron patéticos. Una vez más, la diferencia

cualitativa con respecto a otros seres vivos no se reflejaba en la biología. Teníamos tantas proteínas distintas como un ratón. La posterior reacción de algunos expertos fue inmediata. Como la superioridad humana no se reflejaba en el número de genes, los genes no deben tener nada que ver con nuestras capacidades mentales. Somos más inteligentes por obra del ambiente (bien para los partidarios de la tabla rasa), o de algo todavía por explicar (¿las leyes de la complejidad?). En general, la discrepancia entre la cantidad de genes que codifican proteínas y la complejidad de los organismos portadores resultante de las secuenciaciones recientes de genomas han llevado a algunos biólogos a la conclusión de que los genes no pueden explicar la complejidad ni por tanto la evolución. El ambiente sería la clave para explicar por qué un gusano con unas 1.000 células tiene casi tantos genes como una persona.

Estos asertos ansiosamente recibidos por los partidarios de la importancia del ambiente para la conducta humana están basados en varios errores. El primero es creer que cuando se habla de 30.000 genes para el genoma humano, se está hablando de todo el material genético, cuando en realidad se habla de material genético codificador de proteínas. En organismos complejos, la mayor parte del material genético no codifica proteínas (hasta más del 95% en humanos). Además, el porcentaje de ADN que no codifica proteínas aumenta con la complejidad del organismo (Mattick, 2004). El segundo, es creer que este material genético aparentemente redundante es morralla o basura genética, que no cumple ninguna función y que se puede considerar material parásito procedente de restos ancestrales o de invasiones posteriores por secuencias genéticas móviles. Algunos sorprendidos expertos deducen que si la selección natural sobre fenotipos complejos no ha sido capaz de eliminar toda esta cantidad de basura, es porque su poder es débil.

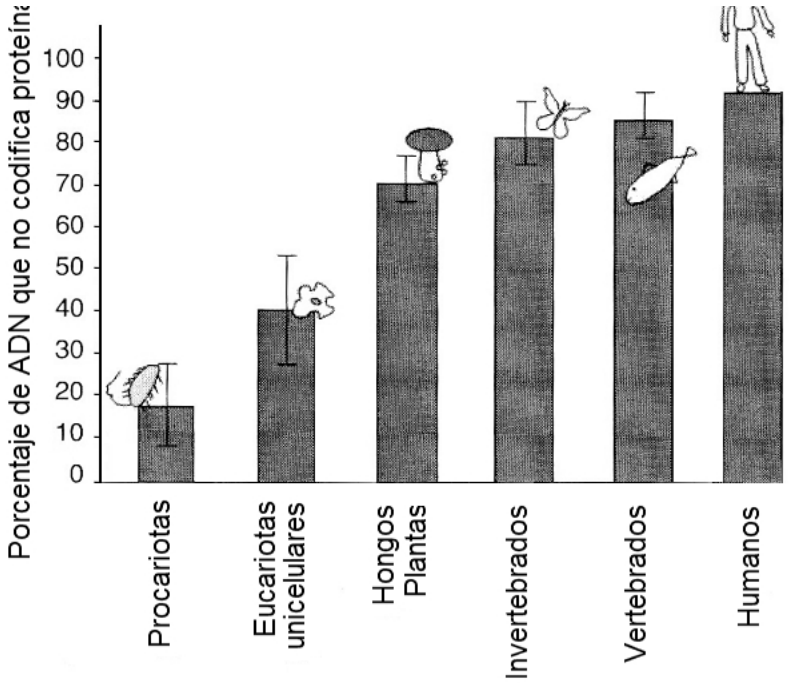


FIGURA 80. Porcentaje del material genético que no codifica proteínas en varios tipos de organismos. La complejidad se relaciona con la cantidad de ADN no codificador, no con el número de genes. ¿Es todo ese ADN no codificador "basura" no afectada por la selección natural? Fuente: Modificado de J. S. Mattick, "Los intrones". *Investigación y ciencia*, 2004.

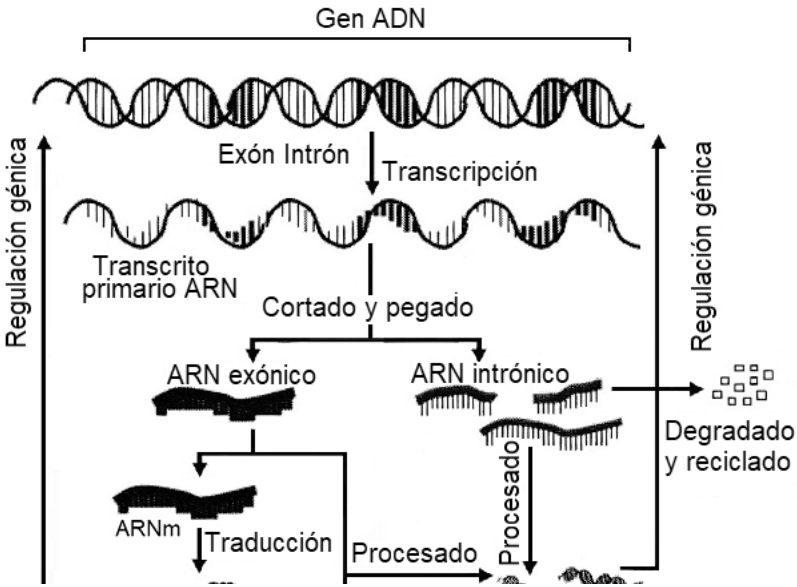


FIGURA 81. Los intrones o regiones dentro de un gen que no se transcriben a ARN mensajero (a diferencia de los exones que sí lo hacen) y que por tanto no participan en la traducción a proteínas, pueden sin embargo transcribirse a ARN intrónico, que puede participar en la regulación de la acción génica. Fuente: Modificado de J. S. Mattick, "Los intrones", *Investigación y ciencia*, 2004.

Ya hemos visto en el capítulo 8 que existe mucho ADN que sólo regula la transcripción de otros genes (los elementos reguladores) sin codificar proteínas estructurales. Luego están los intrones, que son segmentos genéticos intercalados en los genes que se transcriben a ARN pero no se traducen a proteínas. Recientemente, la visión de los intrones como basura genética ha empezado a cambiar. La regulación de la actividad de los genes codificadores de proteínas se ha considerado como debida exclusivamente a proteínas producidas por genes constructores del desarrollo (véase capítulo 8), pero ahora se piensa que el ARN transcrito por los intrones desempeña un papel importantísimo en esta regulación, lo que explicaría por qué es necesario tanto intrón en organismos complejos. La complejidad de una estructura no depende fundamentalmente del número de distintos componentes proteínicos, sino de la complejidad del plan arquitectónico determinado por procesos reguladores efectuados tanto por proteínas como por el llamado *ADN basura* (Mattick, 2004). La selección natural habría retenido las mutaciones intrónicas beneficiosas para el organismo hospedador, de forma que el ARN intrónico podría haber evolucionado de forma independiente y paralela a las proteínas (Mattick, 2003). En definitiva, el dogma de la función reguladora exclusiva por proteínas y del ADN basura empieza a desmoronarse, y muestra que una buena parte del ADN es funcional y ha estado ex-

puesto a selección natural. Los organismos complejos tienen por tanto una gran cantidad de ADN que regula al resto y que es imprescindible para el funcionamiento de cualquier fenotipo. La variación gradual en el funcionamiento de esta maquinaria reguladora ha tenido que estar sometida necesariamente a la selección natural. Tenemos suficiente maquinaria genética para afectar a cualquier aspecto de nuestras vidas y la selección natural ha estado implicada en su desarrollo. Para tranquilidad de algunos, se puede afirmar que tenemos muchos más intrones que un gusano.

16

DARWINISMO UNIVERSAL: VARIACIÓN Y SELECCIÓN COMO BASES DEL FUNCIONAMIENTO DE LA VIDA

> La formación de diferentes lenguajes y de distintas especies, y las pruebas de que ambos se han desarrollado por un proceso gradual, son curiosamente paralelas […]. La supervivencia o preservación de ciertas palabras preferidas en la lucha por la existencia es selección natural. (Charles Darwin, 1871)

16.1. Variación y selección de palabras, ideas y teorías

Hemos tratado a lo largo de estas páginas la importancia del papel de la selección natural en la evolución biológica, la que produce adaptación de los organismos a su medio y la formación de nuevas especies por adaptación divergente, ya sea en ambientes físicamente separados o en un ambiente compartido. Esta selección debida a la competencia por los recursos opera sobre variación fenotípica heredable, variación que no surge como respuesta a retos ambientales, sino por errores en la replicación del material genético. Darwin describió por primera vez en detalle este mecanismo y le atribuyó el papel fundamental en la evolución biológica. El propio Darwin propondría en *El origen del hombre* una teoría seleccionista para explicar la evolución del lenguaje, como se puede leer en la cita al inicio del capítulo. Por cierto, la selección de palabras por su facilidad de uso propuesta por Darwin recuerda mucho a la memética posteriormente propuesta por Dawkins (2000) para explicar la mejor propagación de usos y costumbres culturales. Ello demuestra lo difícil que es tener una idea realmente original después de Darwin. Él llegaba a establecer analogías entre especiación biológica y formación de nuevos idiomas, y establecía el principio de selección por competencia sobre variación aleatoria también para la lingüística. El precoz darwinista Thomas H. Huxley también se adelantó a la memética, al aplicar el concep-

to de variación aleatoria y posterior selección a las ideas científicas (Plotkin, 1994).

Por aquella época el psicólogo norteamericano William James (1880) también aplicó el concepto de selección de variación aleatoria no sólo a las ideas científicas, sino al pensamiento y a la cultura en general. James escribió: "Un paralelismo sorprendente, que hasta lo que sé no ha sido percibido por nadie, se da entre los hechos de la evolución social y el crecimiento mental de la especie, por un lado, y la evolución zoológica tal como es explicada por Mr. Darwin, por otro". James criticaba el concepto lamarckista de instrucción de conceptos e ideas por el ambiente de Herbert Spencer y proponía variación aleatoria en la aparición de ideas que surgían de los mecanismos que operaban en el cerebro. Hay que resaltar que James contemplaba al lamarckismo como alienante, al no permitir la capacidad de pensamiento libre y reducir a la gente a máquinas manipuladas directamente por el ambiente. Ahora se considera que el lamarckismo es progresista porque permite cambiar la forma (¿incorrecta?) de pensar de la gente a mejor (se supone, aunque podría ser cambiada igualmente a todavía peor). Quizá, como pensaba James, es preferible la libertad basada en la herencia que la tabla rasa o la dictadura del ambiente. James consideraba que el aprendizaje asociativo es el resultado de instrucción lamarckista, mientras que el pensamiento creativo se produce por selección darwiniana. La disciplina de la memética, que sugiere que las ideas, modas y tradiciones culturales, o *memes* compiten por perpetuarse en las mentes humanas, con templa un proceso darwiniano de variación más o menos aleatoria de memes y selección basado en características como la facilidad de imitación.

El filósofo Karl Popper (1972) ha abogado por una visión de la ciencia como algo basado en conjeturas (hipótesis) y refutaciones, a diferencia de otras formas de entender el mundo. Las

hipótesis que no resistan la confrontación con los datos empíricos perecerán sin dar lugar a nuevas hipótesis, mientras que aquéllas que resistan a las comprobaciones experimentales serán refinadas y multiplicadas en un proceso continuado de rechazo y reajuste. La ciencia puede, por tanto, ser considerada como un proceso evolutivo de variación y selección. Popper creía que la analogía entre evolución biológica y científica era literal: "Todo esto puede ser expresado diciendo que el aumento de nuestro conocimiento es el resultado de un proceso que se parece mucho a lo que Darwin llamó 'selección natural'; es decir, la selección natural de hipótesis: nuestro conocimiento consiste en cada momento en aquellas hipótesis que han mostrado su aptitud sobreviviendo hasta el presente en la lucha por la existencia; una lucha competitiva que elimina aquellas hipótesis que no son aptas". El economista Eric D. Beinhocker en su libro *The Origins of Wealth* (2006) muestra la aplicación de la idea de Darwin al funcionamiento de la economía, con estrategias empresariales y diseños de organización compitiendo en un mercado competitivo en el que sólo triunfan ciertas aproximaciones. Aunque el ambiente puede contribuir a formular ideas, hipótesis y diseños económicos y tecnológicos (lamarckismo), muchos surgen espontáneamente, y es la posterior lucha por la supervivencia la que determina cuáles pasarán a estar representadas en el futuro (darwinismo). Es evidente que muchos autores en multitud de disciplinas han considerado los procesos estudiados como basados en selección por competencia entre variantes surgidas aleatoriamente.

16.2. Variación y selección en moléculas y células

Poco después de la publicación *El origen de las especies*, Thomas Huxley consideró la posibilidad de que similares procesos

de selección sobre variación aleatoria pudieran estar funcionando a otros niveles de organización de la materia viva, por ejemplo al nivel molecular dentro de las células (Plotkin, 1994). Esta idea sobre procesos darwinianos fisiológicos también ha resultado fértil. En uno de los más brillantes triunfos de la biología molecular, los inmunólogos han descubierto un proceso de variación aleatoria en la producción de anticuerpos por los linfocitos del sistema inmunitario de los animales vertebrados. Los linfocitos son las células más abundantes del complicadísimo (que "no complejo") sistema inmunitario, y responden a la entrada en el organismo de sustancias u organismos extraños mediante la producción de proteínas llamadas anticuerpos, que se adhieren a determinadas moléculas de estos agentes externos (llamadas antígenos), inactivándolas e induciendo su destrucción por otras células inmunitarias. La reacción a innumerables antígenos que pueden invadir el organismo requiere una enorme diversidad de anticuerpos distintos, producidos por una equivalente diversidad de linfocitos específicos. ¿Cómo se produce la respuesta a un determinado antígeno al que el organismo no se ha enfrentado antes? La respuesta más sencilla, como siempre, es la lamarckista, que afirma que el ambiente instruye a los linfocitos a producir los anticuerpos apropiados. Es decir, los antígenos sirven como moldes para dirigir la síntesis de los anticuerpos apropiados. Los distintos tipos de linfocitos serían el producto de los procesos instructivos a lo largo de la vida del organismo. Pero pronto se demostró que el lamarckismo tampoco funcionaba en el sistema inmunitario. La teoría de selección clonal que se impuso en inmunología propone que el sistema inmunitario opera produciendo una enorme diversidad de linfocitos de forma independiente del ambiente y por combinatoria genética totalmente aleatoria. Esta teoría ha sido confirmada, comprobándose cómo determinadas enzimas cortan y pegan ciertos segmentos de ADN en los linfocitos.

La combinación al azar de un número reducido de segmentos genéticos da lugar a un enorme número de posibles combinaciones, lo que a su vez induce la producción de una enorme diversidad de lugares de acople a los antígenos (epítopos) en los anticuerpos producidos por dichos linfocitos. Cuando los escasos anticuerpos con un determinado epítopo se enfrentan al antígeno adecuado en ciertas partes del sistema linfático de los animales debido a una infección, se produce una respuesta de multiplicación masiva de los linfocitos adecuados, que proceden a producir anticuerpos suficientes como para eliminar la invasión. El ambiente no instruye la producción de variantes adecuadas a la tarea, sino que selecciona aquéllas necesarias de una gama de variantes disponibles producidas por un proceso totalmente aleatorio. El lamarckismo no funciona a nivel inmunitario. Como veíamos en el capítulo 13, la producción de variación por los linfocitos es un proceso epigenético de producción de variación al azar. Epigenética y lamarckismo no deben confundirse.

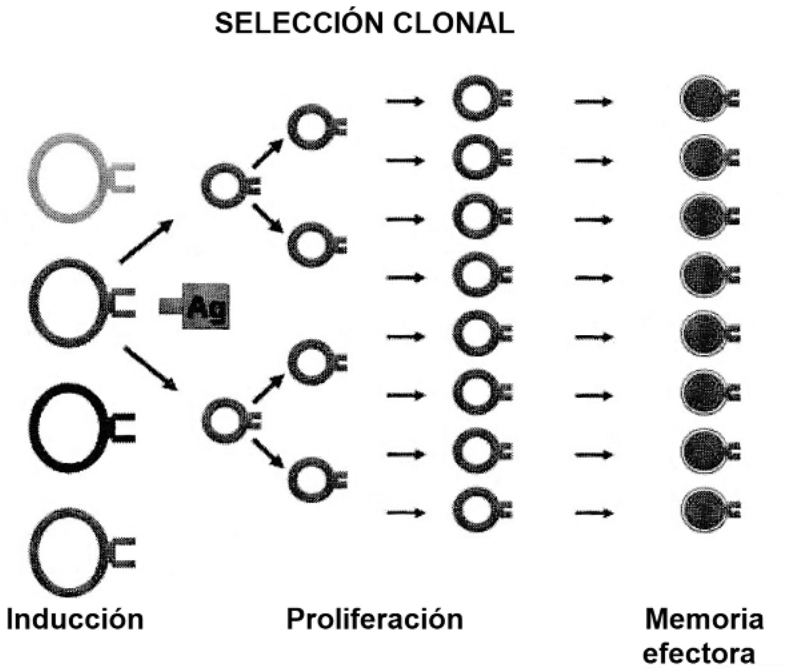


FIGURA 82. Producción en los órganos inmunitarios de clones de linfocitos con distintos anticuerpos por cambios epigenéticos aleatorios (variación al azar), inducción por encuentros con antígenos (Ag, equivalentes al ambiente) y proliferación de los clones que han encontrado su antígeno (los más aptos), que permanecen en el organismo como memoria inmunitaria y como resultado de un proceso de selección clonal, análogo a la selección natural. Fuente: Modificado de http://users.path.ox.ac.uk.

En el capítulo 8 veíamos otros procesos basados en procesos de selección sobre variación aleatoria en el funcionamiento de las células. Existen numerosas respuestas celulares complejas, y las señales reguladoras no hacen sino seleccionar unas u otras mediante activación y selección. Jacques Monod descubrió con su modelo alostérico cómo la acción enzimática de las proteínas podía ser regulada por otras moléculas inhibidoras o activadoras, que se acoplaban a la proteína en una parte distinta a la enzimática y mantenían su estructura activa o inactiva. La proteína variaba entre distintas conformaciones espaciales (variación), y las moléculas reguladoras (ambiente) seleccionaban

una conformación adecuada al unirse a la parte alostérica o reguladora de la proteína y fijar dicha conformación (adecuada en el sentido óptimo para el funcionamiento celular). Las moléculas reguladoras no instruían a la enzima a adquirir una conformación determinada, sino que seleccionaban dicha conformación de entre las posibles conformaciones preelaboradas por millones de años de evolución molecular. La regulación enzimática es en realidad un proceso de selección darwinista, no de instrucción lamarckista. Como tan bien explicaban Kirschner y Gerhart (2005) en su libro sobre variación facilitada, existen numerosos procesos de crecimiento de estructuras dentro de las células o de crecimiento celular que se basan en la producción de variantes que crecen en distintas direcciones al azar y que sólo persisten si encuentran el objetivo buscado (capítulo 8), igual que los anticuerpos cuando encuentran a los antígenos adecuados a su estructura proteínica. El genoma sólo necesita codificar los medios para explorar. El neurobiólogo Gerald Edelman (1987) definió los procesos de crecimiento neuronal durante el desarrollo del sistema nervioso como darwinismo neuronal. La formación de centros del cerebro organizados en función de la estructura del órgano sensorial del que recibe estímulos se debe también a múltiples interacciones recíprocas entre células de la corteza cerebral y los axones entrantes, interacciones exploratorias y competitivas basadas en la eficacia de los contactos sinápticos. Los procesos fisiológicos exploratorios están basados en variación aleatoria y selección por el ambiente celular, con la eliminación de las variantes menos eficaces. Es posible que en muchos casos la respuesta directa y específica al ambiente requiera demasiado genoma y sea menos eficaz y flexible que la respuesta exploratoria.

16.3. Variación y selección en conductas

Otro aspecto en el que se observan procesos darwinianos de variación aleatoria y selección por competencia es el de la conducta. Kirschner y Gerhart (2005) describen la conducta exploratoria de las hormigas que parten de un hormiguero en busca de alimento. Salen del hormiguero en direcciones distintas para buscar presas o alimento, dejando un rastro oloroso de feromonas que utilizan para regresar después. Si encuentran alimento, depositarán más feromona al regresar, lo que atraerá a otras hormigas hacia la presumiblemente mejor localidad bajo el principio de que donde hay algo habrá más. Este refuerzo de ciertas rutas se basa en la selección y no en la instrucción, y se observa a nivel de la población y no del individuo. El ambiente, como en la selección natural, no cambia al individuo directamente, sino que sesga a la población en una determinada dirección.

Como comenta Plotkin (1994), uno de los primeros estudiosos experimentales del aprendizaje animal, Edward L. Thorndike, estudió la conducta de gatos encerrados para abrir la portezuela que les separaba de la comida. Al principio siempre se producían comportamientos totalmente al azar, hasta que por casualidad el gato tiraba de la cuerda y abría la puerta. En las siguientes ocasiones, el número de conductas aleatorias disminuía hasta que se producía el comportamiento adecuado a la primera. Este sistema de aprendizaje por prueba y error depende totalmente para su eficacia de la producción de un gran número de distintas conductas no dirigidas por el ambiente. Los refuerzos ambientales que determinan el aprendizaje (la comida para los gatos de Thorndike) no implican instrucción por el ambiente, sino selección de variantes aleatorias que producen resultados apetecibles. Las variantes seleccionadas son recordadas y se transmiten de un momento a otro en el tiempo. Ésta es la llamada "heurística de generación-prueba-regeneración" propuesta por los epistemólogos evolucionistas como Donald

Campbell (1960) y Henry Plotkin (1994). Generación aleatoria, selección por el ambiente y regeneración por transmisión temporal.

16.4. Darwinismo universal

Hemos repasado muchos procesos basados en los conceptos de variación ajena a las necesidades, aptitud diferencial en un contexto competitivo y transmisión temporal, y propagación, que Darwin aplicó a la evolución biológica. Richard Dawkins (2000) ha llegado a predecir que si encontramos vida en otros planetas, estará basada en estos procesos, y ha definido esta idea como darwinismo universal. Por cierto, los intentos por retraer los orígenes de la vida a otros astros no solucionan nada, ya que habrá que explicar la adaptación y la diversificación inicial de la vida aquí o en algún otro lado; es decir, las teorías exobiológicas sólo transportan el problema a otro lado. La teoría del darwinismo universal promete explicar la evolución de entes replicantes también en otros planetas, dada su aplicabilidad general a procesos de cambio evolutivo en el nuestro. Henry Plotkin (1994) ha extendido el concepto de darwinismo universal a la fisiología, el desarrollo, el comportamiento, la ciencia y la cultura. El principio universal enunciado por Darwin parece estar detrás de muchos procesos de cambio en la naturaleza viva. Incluso algunos astrónomos llegan a hablar de la producción de astros y su persistencia como un fenómeno darwinista, a lo que otros responden que la evolución de los astros es lamarckista. Sin embargo, la aplicación de los conceptos de variación aleatoria y selección a estructuras que no se propagan, reproducen o replican, es estirar el concepto en demasía.

La idea, en cualquier caso, tiene aplicación universal para la vida, lo que nos debe llevar a pensar por qué este mecanismo induce cambio evolutivo con mayor frecuencia que los procesos instructivos. Probablemente, la variación producida por azar es tan frecuente que permite la selección como un proceso automático e inevitable, dada la competencia por los recursos presente en muchas situaciones (lo que hace difícil aplicar el concepto de selección natural a los objetos inanimados). Para que haya instrucción directa por el ambiente tiene que haber un sistema lo suficientemente complejo como para permitirla, y esto explica que haya procesos lamarckistas en la evolución cultural humana. El lamarckismo presupone muchas cosas previas (por ejemplo, cómo aprender del ambiente y cómo transmitir lo que has aprendido), mientras que el darwinismo no necesita más que variación aleatoria inevitable (errores en el proceso de copia) y algún sistema de transmisión de la variación seleccionada. La competencia la pone el ambiente gratis (no el orden, como dice Kauffman). En cualquier caso, la genial idea de Darwin para explicar la evolución biológica en nuestro planeta tiene un alcance universal y ha contribuido, más que ninguna idea previa o posterior, a aumentar la capacidad de comprensión del mundo por la mente humana. Su rechazo por motivos cualesquiera significaría un tremendo retroceso de incalculables consecuencias para el desarrollo de la humanidad.

EPÍLOGO

Hemos repasado brevemente en este libro las bases de la teoría de la selección natural como mecanismo causante de adaptación y diversificación de la vida sobre nuestro planeta. La respuesta a la pregunta del título es claramente negativa. La teoría dista mucho de estar en crisis. Aunque no se ha propuesto ningún mecanismo evolutivo alternativo a la selección natural más que la instrucción directa del ambiente por Lamarck hace dos siglos[16], continúa la larga tradición de afirmar que el mecanismo no funciona en cuanto llegan algunos datos inesperados de la investigación biológica. Los críticos no se ponen a pensar en lo que la teoría realmente predice y cometen el mismo error de críticos de épocas anteriores confundiendo, una y otra vez, la producción de variación con su confrontación inevitable con un ambiente competitivo, la selección. Confunden la teoría de Darwin sobre selección natural con los modelos matemáticos de genética de poblaciones de principios del siglo XX, que dieron lugar a la llamada Síntesis Moderna. En aquellos tiempos no se conocía la composición química de los genes ni cómo actuaban. Se suponía que las mutaciones afectaban a genes que tenían algo que ver con los caracteres fenotípicos observados, pero no se sabía nada de la secuencia de pasos entre mutación y fenotipo. Dado el desconocimiento que había hasta hace dos décadas sobre cómo actuaban los genes durante el desarrollo de los fenotipos adultos, el modelo de micromutaciones sobre genes codificadores de proteínas persistió una vez descubierto el código genético. Se esperaba una divergencia gradual en la composición de los genes codificadores que haría imposible que un ratón y una mosca compartieran gen alguno. Es este modelo de acción génica basado en desconocimiento[17] el que ha sido trastocado por la genética del desarrollo, no el modelo de variación fenotípica seleccionada en un ambiente competitivo de Darwin.

Se ha descubierto en los últimos años la producción de variación genética que afecta a cómo, cuándo y dónde se transcriben los genes, no necesariamente a su composición[18]. Esta variación en la regulación de la acción de los genes permite un conservadurismo genético que ha sorprendido a muchos genetistas y que ha dado lugar a multitud de interpretaciones equivocadas. Sin embargo, el nuevo modelo de variación genética y de su modificación evolutiva ha confirmado de nuevo la teoría de la selección natural, al permitir entender cómo pequeños cambios en la acción de los genes pueden dar lugar a fenotipos viables en su ambiente y, por tanto, capaces de ser favorecidos o desfavorecidos por la selección natural. La presunción de que la teoría se ha trastocado radicalmente aparece especialmente en algunos practicantes españoles de la Evo-Devo, mientras que algunos de sus principales representantes fuera de nuestras fronteras son actualmente los principales defensores del darwinismo, como hemos visto en estas páginas.

La pretensión de que la evolución se explica solamente por la producción de variación (¿o, si no, por qué?) es el mutacionismo de De Vries y Bateson adaptado a los tiempos modernos. Pero la variación no puede producir cambio evolutivo por sí misma. Necesita un filtrado para inducir una modificación perdurable. La cantidad de variación posible es infinita y hay que explicar por qué no toda ha perdurado en el registro evolutivo. En realidad, los genetistas del desarrollo han contribuido como nadie a reforzar el darwinismo, al desentrañar sobre qué opera realmente la selección: sobre procesos de desarrollo que dan lugar a fenotipos que se enfrentan a un ambiente hostil. La modificación seleccionable se debe principalmente a variación en elementos reguladores del genoma, pero también a cambios en genes involucrados en el metabolismo celular. La selección está implicada en el conservadurismo de los procesos metabólicos y de los procesos básicos del desarrollo, como la compartimenta-

ción anatómica de los organismos. Los críticos no han descubierto ni un ápice de información que contradiga el papel de la selección natural en el cambio evolutivo, pero utilizan la novedad científica para resaltar la obsolescencia del darwinismo sin demostrarla en absoluto. Se basan en que las ecuaciones de los genetistas de poblaciones como Fisher y Haldane no trataban de genes *Hox* o *Pax*, o comoquiera que se llamen los genes del desarrollo descubiertos. Ellos modelaban la acción de pequeños cambios genéticos, pero nunca especificaron de qué genes hablaban ni de la magnitud de su acción. Es cierto que la modificación de los fenotipos se produce principalmente por regulación de la acción génica, en lugar de sólo por cambios en la composición de los genes, como ellos pensaban. Pero aun así, el gradualismo que postulaban se sostiene. Los cambios fenotípicos se deben a cambios en la acción local y momentánea de genes durante el desarrollo, no a cambios que afectan a todos los efectos de un determinado gen. Tampoco Darwin fue muy explícito sobre el tipo de modificación del material hereditario al que se refería, ya que no se conocía el genoma todavía. Es muy fácil criticar desde el presente, pero es indudable que acertó en el mecanismo cuya acción ha quedado forénsicamente registrada en el ADN. Pues bien, ahora ya sabemos cómo actúan los genes y ello no cambia nada en el hecho de que sigue siendo indispensable la selección para explicar el mantenimiento y la modificación de caracteres en el transcurso de la evolución.

La popularidad de ciertas críticas no está basada en datos científicos, sino en la presunción sobre la llegada de revoluciones científicas por parte de muchos investigadores (¿a quién no le gustaría ser un nuevo Darwin?) y el desconocimiento de algunos lectores sobre lo que debemos esperar de la selección natural. La evolución rápida de fenotipos complejos se basa en la adaptabilidad somática y en los procesos exploratorios. Si surge variación en una parte del organismo por mutaciones en ge-

nes del desarrollo, otros procesos se adaptarán al cambio y permitirán la formación de un fenotipo viable sobre el que la selección por el ambiente puede actuar. Además, los genes permiten una gran variabilidad en el fenotipo para acomodar cambios ambientales. El ambiente puede favorecer determinados fenotipos de forma inmediata, lo que a su vez favorecerá una acomodación genética posterior. La selección puede trabajar sobre variación fenotípica antes de emplearse sobre variación genética; ello permite la acción rápida y geográficamente extendida de la selección. Genes del desarrollo, plasticidad fenotípica y adaptabilidad somática son las bases del funcionamiento de la selección natural, no fenómenos incompatibles con ella.

Algunos paleontólogos también se han dejado llevar por la retórica heterodoxa de Gould para creer que estamos ante una revolución científica en nuestra comprensión de la evolución. Otros paleontólogos como Hoffman fueron más clarividentes. Ni las extinciones masivas son como proponen algunos físicos, ni el puntuacionismo es ajeno a la selección natural gradual más o menos rápida, ni la revolución cámbrica es inexplicable, ni el azar absoluto preside el curso general de la evolución. Las extinciones son graduales y selectivas, las especies se producen por adaptación a diferentes ambientes, la revolución del Cámbrico fue causada por adaptación a un cambio ambiental geológicamente brusco, y existe convergencia adaptativa para llenar libros enteros, lo que demuestra la inevitabilidad de ciertas adaptaciones. Además, la Evo-Devo ha enterrado las pretensiones de que existen inexplicables constricciones filogenéticas o que la macroevolución se debe a misteriosos saltos evolutivos aleatorios. Todo es pura mecánica de cambios en los genes del desarrollo que han sido favorecidos por selección natural. Lo mismo ocurre con el saltacionismo de la simbiogénesis. Aunque tiene como resultado la mezcla de genomas, procede de interacciones ecológicas de intensidad gradual seleccionadas por

el ambiente y resulta en lentos o lentísimos procesos de degradación de los genomas de los simbiontes por incorporación al genoma del hospedador. La autoorganización no explica el complicado funcionamiento de los seres vivos, producto del bricolaje de la selección natural y con un rastro de modificaciones debidas a cambios históricos (producidos en ciertas circunstancias y que no se podrían producir en otras) que los modelos de ordenador no pueden predecir. Nadie niega que la química de las moléculas orgánicas determine sus propiedades estructurales, ni que la complejidad de las tramas ecológicas requiera modelos de ordenador para ser entendida. Pero la selección actúa tanto sobre las moléculas como sobre los componentes de ecosistemas. El lamarckismo, la única teoría alternativa real al darwinismo, puede explicar el funcionamiento de ciertos procesos fisiológicos celulares que afectan a la transcripción del ADN, pero no su modificación evolutiva. Es dudoso que su importancia en la evolución del comportamiento y de la cultura sea la que sus defensores propugnan. Las capacidades para aprender tienen seguramente un sustrato genético. Por último, el tópico de que Darwin se despistó y dejó de explicar lo que prometía en el título de su gran obra es tan falso como tantos otros tópicos. Según él, la divergencia adaptativa acabaría por llevar al aislamiento reproductivo. Sólo nos preguntamos si se produce con más frecuencia en poblaciones aisladas por alguna barrera o en contacto directo.

Mi intención en estas páginas ha sido ofrecer contraargumentos a los lectores para que no se dejen arrastrar por las proclamas sobre la invalidez de la teoría de Darwin. La abundancia de nuevos descubrimientos no ha hecho sino enriquecer la acción de la selección natural, sin restarle un ápice de importancia. Las críticas, o se basan en la incomprensión (como hablar de tautología a estas alturas), o se componen de un popurrí de propuestas e interpretaciones de los datos con intenciones de

subvertir la teoría pero sin conseguirlo. Margulis y Gould, igual que Lewontin y Jablonka y Lamb o Kauffman, acaban por reconocer que la acción de la selección natural es innegable, pero que necesita lo uno o lo otro para funcionar, y ellos han descubierto lo que falta. O bien, que funciona a otro nivel que el de los organismos o los genes. Claro, ya lo dijo Darwin. Necesita variación fenotípica o epigenética sobre la que actuar, y ahora sabemos cómo se produce dicha variación de forma mucho más precisa. Además, la selección de variación aleatoria es un proceso que se puede aplicar a muchos otros procesos basados en la replicación y propagación diferencial, como las ideas, el lenguaje o los comportamientos.

Lo que espero haya quedado claro a lo largo de las páginas de este libro es que es necesaria una nueva Síntesis en el siglo XXI fundamentada en los más recientes descubrimientos científicos. La variación fenotípica se estudiará partiendo de la Evo-Devo y del estudio de la plasticidad fenotípica y de la epigenética, la acción de la selección mediante el enfoque adaptacionista de la ecología evolutiva y la herencia por medio de la genética de transmisión. La paleontología y la sistemática, tan importantes en la primera Síntesis, complementarán a las otras disciplinas. Desarrollo, ecología y genética serán presumiblemente las tres patas de esta nueva Síntesis de Darwin con la biología molecular. Para concluir: lo que nos dicen los datos recientes es que la evolución por selección natural es un hecho, tan cierto como que la Tierra gira alrededor del Sol. Y todo basado en la genial idea de Darwin: variación aleatoria heredable con efectos sobre la aptitud en un ambiente competitivo. Sólo eso: azar, herencia y lucha por la vida.

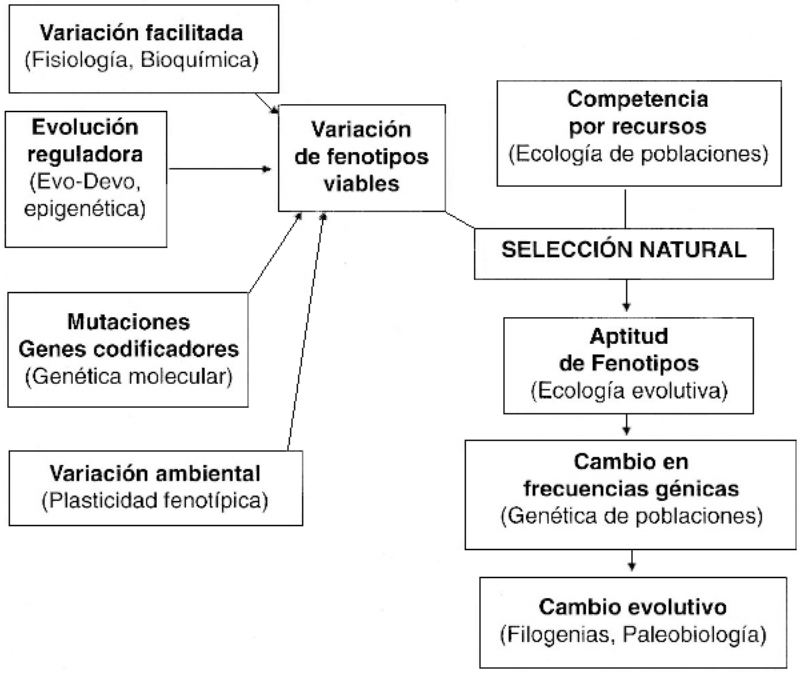


FIGURA 83. La nueva Síntesis darwinista del siglo XXI: Biología del Desarrollo, Ecología Evolutiva y Genética, provistas de herramientas moleculares, prometen los mayores avances en el estudio de la evolución por selección natural, la única descubierta hasta la fecha.

AGRADECIMIENTOS

Este libro se originó por la propuesta de Manuel Soler, inspirador y presidente de la Sociedad Española de Biología Evolutiva, para dar una conferencia plenaria sobre el papel de la ecología en el estudio de la evolución durante el congreso fundacional de dicha Sociedad. Es a él a quien debo la idea de plasmar las controversias sobre adaptación y selección natural en un libro, y desde estas páginas quiero agradecerle todo lo que ha hecho para difundir el estudio de la evolución biológica en nuestro país. Con verdadero altruismo, ha dedicado buena parte de su tiempo a fomentar el darwinismo y la biología evolutiva en un país curiosamente escéptico respecto al darwinismo. También ha escrito el prólogo de este libro y ha llevado adelante las negociaciones con Editorial Síntesis para fundar la colección de libros sobre evolución de la SESBE. Espero que la SESBE que él ha contribuido a fundar sepa aclarar tanta falsa controversia en nuestro país. Quiero también agradecer a mi director de tesis en la Universidad de Uppsala, el profesor emérito Staffan Ulfstrand, su labor de introducirme en la Ecología Evolutiva y el adaptacionismo. Su apoyo fue de gran valor para mí en los inicios de mi carrera científica. La base de conocimientos que adquirí sobre evolución en la universidad española era rudimentaria, por decirlo de alguna manera. El ambiente que percibí allí era que el darwinismo era algo ideológico que no se debía tratar científicamente. Algunos colegas en Uppsala, como Rauno Alatalo y Anders P. Møller en los años ochenta contribuyeron a mi formación evolucionista y a mi escepticismo creciente sobre las ideas de Gould (al inicio era un "gouldiano" convencido). Además, por Uppsala pasaron los mejores biólogos evolutivos del momento durante mi estancia allí. De ellos aprendí que investigadores tan adaptacionistas y tan brillantes no podían perseguir un mito trasnochado. En España, percibí a mi regreso la misma incomprensión de la selección

natural que cuando me fui. Para la mayoría de los biólogos que entendían de evolución todo era Gould y Margulis (o Lamarck), aunque algunos compañeros en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales, como Santiago Merino, José Martín y Pilar López demostraron que había personas interesadas en aclarar las cosas. Fuera de mi centro de trabajo pude conversar sobre evolución con Juan Carranza, Constantino Macías, José Luis Osorno, Jaime Potti, Juan Carlos Senar, Juan J. Soler y Rodrigo Vásquez, entre otros. Gracias a conversaciones con ellos, pude apreciar que no era el único en querer limpiar el ambiente de retórica antidarwinista, lo que me animó a seguir adelante. El organismo para el que trabajo, el CSIC, y el Ministerio de Educación y Ciencia bajo diferentes nombres, han apoyado siempre mi actividad científica.

Quiero agradecer muy especialmente a Jordi Agustí, Jaume Baguñà, Andrés Moya y Manuel Soler por leer y comentar una primera versión. Desde el enfoque de sus diferentes especialidades han contribuido a mejorar en gran medida la presentación y a eliminar errores. Los que puedan quedar son responsabilidad única del autor. Consuelo Corral ha contribuido a preparar las ilustraciones, y he contado también con sus acertados comentarios como lectora profana en la materia. Eva Prados Arjona ha sabido ilustrar perfectamente algunas ideas plasmadas en imágenes, atendiendo siempre a mis observaciones.

Mis padres alentaron mi interés por la naturaleza desde mi infancia y me han apoyado siempre en mi carrera científica. A ellos dedico este libro. Y mis hermanos también han apoyado siempre mis iniciativas. Por último, este libro no hubiera sido posible sin el entusiasmo, aliento y compañía de Consuelo.

Adaptación: cualquier característica de un organismo que contribuye a que deje más descendencia que si no la tuviera. También recibe este nombre el proceso por el que se desarrolla esta característica.

Alelo: uno de los diferentes estados alternativos de un gen, diferente de otros alelos por sus efectos fenotípicos.

Alopatría: no coexistencia en la misma zona geográfica.

Altruismo evolutivo: cuando un individuo sufre un coste en términos de descendencia al actuar en beneficio de otro individuo.

Anagénesis: proceso evolutivo que modifica el genotipo y fenotipo de un taxón sin dar lugar a nuevas especies.

Aptitud: equivalente al término inglés *fitness*, representa la capacidad de producir descendencia basada en características fenotípicas.

Árbol filogenético: representación gráfica de las relaciones evolutivas entre clados o especies y su orden de ramificación a partir de ancestros comunes. El tronco es siempre ancestral en estas representaciones.

Clado: grupo de especies que descienden de una misma especie ancestral. Conocido también como grupo monofilético. Muchos grupos taxonómicos tradicionales no se han confirmado como clados.

Cladogénesis: proceso de formación de ramas en el árbol filogenético por especiación.

Coevolución: evolución en dos o más especies en la que el cambio evolutivo producido en una de ellas provoca cambios en otra especie.

Creacionismo: explicación de los fenómenos naturales como resultado de la intervención de un ser superior externo a

la propia naturaleza.

Darwinismo: teoría de Darwin sobre la evolución como resultado de la selección natural de variación fenotípica heredable.

Deriva genética: cambios aleatorios en las frecuencias génicas, y ajenos a procesos de selección. Es más importante en pequeñas poblaciones.

Dismorfismo sexual: existencia de diferencias morfológicas entre los dos sexos.

Efecto materno: variación entre individuos debida a variación en influencias no genéticas ejercidas por sus madres.

Eficacia biológica: lo mismo que *Aptitud*.

Epigénesis: procesos del desarrollo por medio de los cuales se expresa o no la información genética. Se debe a la acción de genes reguladores sobre otros genes, activando o desactivando su transcripción.

Epistasis: interacción entre diferentes genes para dar lugar a algún rasgo fenotípico.

Esencialismo: teoría científica que parte de la existencia de esencias inmutables que permiten la clasificación y el estudio de los fenómenos naturales. Según el esencialismo, los entes que observamos sólo reflejan su esencia, pero no constituyen la propia esencia. Las esencias no pueden modificarse, sólo transmutarse.

Especiación: proceso que da lugar a la formación de nuevas especies. Normalmente indetectable cuando se produce y sólo observable *a posteriori*.

Estasis: ausencia de cambio morfológico detectable en el registro fósil.

Estocástico: relativo a variación producida por azar.

Exón: segmento de ADN de un gen que se transcribe y traduce a proteínas.

Fenología: relativo a cambios estacionales en el ciclo anual.

Fenotipo: conjunto de rasgos observables de un organismo basados en propensiones determinadas por genes. Los organismos interactúan con el ambiente de acuerdo con sus rasgos fenotípicos.

Filético: relativo a secuencias de formas debidas a procesos evolutivos.

Filo, filos (del latín *Phylum, phyla*): categoría taxonómica entre reino y clase basada en la separación ancestral dentro de un reino de grupos con modelos de organización muy diferente.

Filogenia, filogenético: relativo a relaciones entre grupos taxonómicos en base a su genealogía evolutiva, no a su parecido actual.

Fósil: fragmento petrificado de un organismo hallado en terrenos geológicos más o menos antiguos.

Gameto: célula implicada exclusivamente en la reproducción.

Genotipo: conjunto de genes que determinan el fenotipo de los organismos.

Gradualismo: teoría sobre cambios evolutivos que destaca la forma gradual con que éstos ocurren, aunque la velocidad de cambio no sea necesariamente constante. Antitético con el saltacionismo.

Heterocronía: modificación evolutiva de la ontogenia de una especie mediante la alteración de los momentos de inicio o velocidades de cambio durante distintas fases del desarrollo.

Intrón: segmento de ADN de un gen que no se transcribe a ARN mensajero y traduce a proteínas.

Lamarckismo: teoría evolutiva de Lamarck, que propone que el cambio evolutivo resulta de una tendencia inherente hacia una mayor complejidad y de adaptaciones adquiridas en vida que son transferidas directamente a las siguientes generaciones. Actualmente se utiliza para describir teorías basadas en la herencia de caracteres adquiridos.

Línea germinal: linajes de células diferenciados durante el desarrollo que dan lugar a gametos.

Locus: lugar de un cromosoma donde se localiza un determinado gen.

Macroevolución: conjunto de procesos evolutivos que dan lugar a grupos taxonómicos amplios o que han conformado en el pasado biomas enteros o a toda la biosfera.

Meiosis: proceso de producción de gametos en el que la duplicación de los cromosomas viene seguida de dos divisiones del núcleo para dar lugar a cuatro células haploides, es decir, con la mitad de los cromosomas que las células normales.

Memética: término acuñado por Dawkins (2000) que se refiere al estudio de la propagación de ideas, costumbres, tradiciones, melodías, etc. (llamados "memes") entre mentes humanas por imitación.

Microevolución: conjunto de procesos evolutivos que conducen a modificaciones en frecuencias génicas en poblaciones naturales de una misma especie.

Mimetismo: imitación del aspecto de organismos de una especie por los de otra.

Monofilético: grupo de especies que incluye a una especie ancestral y a todos sus descendientes.

Mutacionismo: teoría evolutiva que destaca la importancia de la creación de variación genética por encima de la selección de dicha variación.

Neotenia: proceso de heterocronía que consiste en la ralentización del desarrollo con el resultado de que los individuos adquieren la edad adulta con rasgos ancestralmente juveniles.

Ontogenia: descripción del proceso del desarrollo de un organismo desde el cigoto hasta la vida adulta.

Ortogénesis: teoría evolutiva que propone que la variación en la que se basa el cambio evolutivo no es al azar, sino que está encauzada en alguna dirección por procesos todavía por determinar.

Parsimonia: acuerdo científico por el que la explicación más simple (la que incluye un menor número de procesos subyacentes) de entre varias explicaciones posibles, es aceptada preferentemente sobre otras.

Pico adaptativo: zona de alto valor en un paisaje de aptitud en el que la elevación en un espacio tridimensional representa valores de aptitud o adaptación al medio.

Plasticidad fenotípica: propiedad de una población por la que la variación ambiental puede inducir, por procesos de desarrollo, distintos fenotipos de un mismo genotipo.

Polifilético: grupo de especies derivadas evolutivamente de dos o más ancestros.

Polimorfismo: existencia simultánea en una población de dos o más conjuntos de fenotipos (morfos), con grandes diferencias entre conjuntos y pequeñas dentro de conjuntos.

Poliploidía: cualquier situación que implica un número de juegos cromosómicos mayor de dos (triploidía, tetraploidía, etc.). Cada cromosoma de un juego es diferente.

Pool genético: conjunto de genes de una población entre cuyos miembros puede haber intercambio genético.

Puntuacionismo: teoría evolutiva que destaca la discontinuidad en la velocidad de cambio fenotípico, con cambios importantes asociados a cladogénesis en breves períodos de tiempo intercalados entre períodos sin cambios.

Radiación adaptativa: producción de especies ecológicamente distintas a partir de un ancestro común.

Reforzamiento: proceso evolutivo de consolidación del aislamiento reproductivo entre poblaciones por selección natural debido a la menor aptitud de los cruces entre individuos de distintas poblaciones.

Saltacionismo: teoría evolutiva que destaca la importancia de cambios fenotípicos importantes producidos de forma muy rápida o casi instantánea.

Selección direccional: selección que provoca que un rasgo fenotípico se desplace de forma sostenida en una sola dirección de cambio.

Selección disruptiva: selección que favorece a los fenotipos extremos en la distribución de un rasgo, pudiendo llegar a formar una discontinuidad entre dos distribuciones.

Selección estabilizadora: selección que tiende a mantener constante un rasgo fenotípico debido a la menor aptitud de los fenotipos extremos de la distribución.

Simbiosis: asociación de organismos de distintas especies en base a los beneficios para la aptitud obtenidas por alguna o todas las partes implicadas.

Simpatría: coexistencia en la misma región geográfica.

Soma: la parte de un organismo no implicada directamente en la formación de gametos.

Taxón: grupo de organismos con caracteres comunes, que puede ser o no monofilético. Los taxones se organizan en una estructura jerárquica cuya única razón de ser es la genealogía evolutiva.

Teleología: teoría científica que describe los fenómenos naturales de acuerdo con los fines u objetivos que presuntamente persigue.

Tipología, tipológico: visión de los fenómenos naturales como pertenecientes a una clase o tipo sin tener en cuenta la variación dentro de las clases establecidas.

Traducción: proceso mediante el que moléculas de ARN mensajero son utilizadas para sintetizar proteínas en las células, proteínas que traducen a aminoácidos la secuencia de bases del ARN mensajero.

Transcripción: proceso mediante el que los genes inducen la síntesis de moléculas de ARN mensajero que contienen transcrita (de ADN a ARN), la secuencia de bases necesaria para inducir la síntesis de proteínas por traducción.

Vestigial: características de órganos o propiedades en proceso de desaparición por procesos evolutivos.

Vitalismo: teoría científica que postula la existencia de procesos únicos en los seres vivos que no se rigen exclusivamente por las leyes físicoquímicas que atañen a los objetos sin vida.

LECTURAS RECOMENDADAS

Introducción

Charles R. Darwin (1859): *On the Origin of Species*.

La gran obra de Darwin, editada seis veces en vida del autor, y sin duda una de las principales obras científicas jamás escritas. Tan fresca y actual como el primer día, rebatiendo casi todos los argumentos utilizados por posteriores críticos y defendiendo la teoría con singular acierto, dado el escaso conocimiento en biología de la época. Muy difícil de superar, la biología evolutiva sigue centrada en los planteamientos aquí expuestos. La primera edición es la más audaz y compacta, con menos digresiones debidas a las críticas de la época. Tiene numerosas traducciones al castellano.

Charles R. Darwin (1871): *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*.

La segunda obra en importancia de Darwin. Expone con detalle las características animales del hombre y defiende con gran audacia para la época que los humanos somos simios inteligentes, ni más ni menos. Además, presenta otra teoría original y avanzada para la época, la de la selección sexual de rasgos que favorecen el apareamiento, y para sorpresa de sus coetáneos propone que son las hembras las que eligen a sus parejas en base a estos rasgos. Existen numerosas traducciones al castellano.

Ernst Mayr (1982): *The Growth of Biological Thought*. Harvard University Press, Cambridge MT.

Una de las mejores historias de la biología por uno de los artífices de la Síntesis y una de las mentes más lúcidas de la biología evolutiva durante el último siglo. Teniendo en cuenta el número de páginas, su lectura es amenísima. Se centra en la sistemática y la genética, las disciplinas base de la Síntesis promovida de forma muy importante por el propio Mayr.

Manuel Soler (ed.) (2002): *Evolución. La base de la Biología*. Proyecto Sur de Ediciones, Granada.

Repaso general a diferentes aspectos de la biología evolutiva por autores españoles. Muy recomendable.

Alfred Russell Wallace (1889): *Darwinism*. MacMillan, Londres.

Una elocuente defensa de la importancia de la selección natural frente a las críticas iniciales, basada en los conocimientos de la época por el codescubridor del principio de la selección natural. Lo más interesante son los muchos ejemplos de la acción de la selección no presentados por Darwin y una polémica con el autor de *El origen de las especies*, sobre el funcionamiento de la selección sexual, que se reflejaría posteriormente en el debate entre los partidarios de la se-

ñalización honesta y los de los caracteres señalizadores arbitrarios. Al final de la obra. Wallace hace una excepción para la evolución de la mente humana y la excluye de la acción de la selección natural que tan ardientemente había defendido en las páginas anteriores. Una inconsistencia que reduce el valor intelectual de la obra y que prefigura inconsistencias similares en autores modernos.

Capítulo 1

Paul Ehrlich (1986): *The Machinery of Nature*. Collins. Londres.

El resumen más ameno de la ecología evolutiva realizado por un importante ecólogo.

Ramón Margalef (1977): *Ecología*. Omega, Barcelona.

La visión de la ecología de ecosistemas presentada por uno de sus más brillantes promotores. Incorpora también el enfoque evolutivo, y es un buen texto general de ecología.

Ernst Mayr (1998): *Así es la Biología*. Debate, Barcelona. Traducción al castellano de *This is Biology* (1995).

Una defensa brillante de la autonomía de la biología como ciencia y el mejor resumen de sus postulados que existe. Debería ser lectura obligada para cualquier estudiante de biología. Resalta el importante papel que otorga a las teorías evolutivas.

F. John Odling-Smee, Kevin N. Laland y Marcus W. Feldman (2003): *Niche Construction. The Neglected Process in Evolution*. Princeton University Press, Princeton.

Presenta con detalle la evidencia sobre cómo los organismos modifican su ambiente y determinan nuevas presiones selectivas sobre sí mismos y otros organismos. Una ecología evolutiva con elementos abióticos incorporados y una ampliación del papel de la selección natural.

Capítulo 2

John Alcock (2001): The Triumph of Sociobiology. Oxford University Press, Oxford.

Una defensa de la visión adaptacionista del comportamiento animal que emplea valientemente el término tabú para los políticamente correctos del título. La ecología del comportamiento ha seguido la línea adaptacionista y plenamente darwinista de éxito en éxito, como bien relata Alcock con numerosos ejemplos.

Athel Cornish-Bowden (2004): *The Pursuit of Perfection. Aspects of Biochemical Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Una breve exposición del enfoque adaptacionista en bioquímica, un campo hasta hace poco inmune a planteamientos de adaptación. Entretenidas críticas al adaptacionismo fácil (no al más riguroso), pero también una defensa acérrima de la selección natural frente a los físicos.

Daniel C. Dennett (1999): *La peligrosa idea de Darwin: evolución y significados de la vida*. Galaxia Gutenberg, Barcelona. Traducción al castellano de *Darwin's Dangerous Idea* (1995). Penguin Allen Lane, Londres.

El prestigioso filósofo Daniel Dennett presenta una de las más brillantes exposiciones del poder corrosivo de la idea de la selección natural, sus implicaciones filosóficas y de los distintos intentos por menoscabar su importancia. Su crítica de las posiciones de Gould es acerada. Un libro importantísimo traducido al castellano.

Capítulo 3

Richard Dawkins (1998): *Escalando el Monte Improbable. Tusquets*, Barcelona. Traducción al castellano de *Climbing Mount Improbable* (1996). Penguin Books. Londres.

Una defensa brillante de la capacidad de la selección natural para acumular pequeñas mejoras y anular la improbabilidad estadística. Desmonta todos los asertos sobre lo que es imposible o improbable que ocurra en la evolución.

Richard Levins y Richard Lewontin (1985): *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press, Cambridge MT.

Una presentación de la visión dialéctica de la biología y de la evolución por dos biólogos evolucionistas marxistas. Muy alejado de las críticas políticamente correctas al darwinismo por cierta izquierda amante de los tópicos y de las utopías simplistas.

Steven Pinker (2003): *La tabla rasa. La negación moderna de la naturaleza humana*. Paidós, Barcelona. Traducción al castellano de *The Blank Slate. The Modern Denial of Human Nature* (2002). Penguin Books.

Una visión evolucionista de la psicología humana y una amenísima e irónica crítica a la idea dominante en las ciencias sociales de que no tenemos una naturaleza biológica moldeada por la evolución, sino que somos una pura creación social.

Peter Singer (2000): *Una izquierda darwiniana*. Crítica, Barcelona. Traducción al castellano de *A Darwinian Left* (2000). Weidenfeld & Nicolson, Londres.

Un pequeño libro lleno de ideas escrito por uno de los más conocidos filósofos actuales. Singer desentraña lo que es ser de izquierdas y demuestra que cualquier visión reformadora de la sociedad no puede prescindir de la consideración de nuestra naturaleza biológica.

Capítulo 4

Jordi Agustí (1994): *La Evolución y sus metáforas*. Tusquets, Barcelona.

Un paleontólogo español comenta amenamente las teorías puntuacionistas, las grandes extinciones y la evolución humana con un sano escepticismo sobre los pronunciamientos rompedores de algunos de sus colegas.

Jordi Agustí (ed.) (1996): *La lógica de las extinciones*. Tusquets, Barcelona.

Repaso general a las implicaciones de las grandes extinciones por especialistas internacionales reunidos en un debate en Barcelona organizado por el editor del libro. La idea de las grandes extinciones como eventos ajenos a la ecología de los organismos se desvanece al leer esta obra.

J. David Archibald (1996): *Dinosaur Extinction and the End of an Era*. Columbia University Press, Nueva York.

Un análisis detallado sobre la famosa extinción de los dinosaurios y el final dramático de la Era Secundaria por un experto paleontólogo. Su escepticismo sobre las visiones distorsionadas de los partidarios del azar y de las causas únicas del gran evento es como una bocanada de aire fresco ante tanto catastrofismo barato.

Capítulo 5

Richard Dawkins (2004): *The Ancestor's Tale*. Weidenfeld & Nicholson. Londres.

Una amenísima y original retrospectiva de la macroevolución desde nosotros hasta los inicios de la vida en contra de la flecha del tiempo. La filogenia queda maravillosamente explicada, y nuestros lazos de parentesco con el resto de los seres vivos manifiestamente claros. Es interesante que el parentesco queda mejor explicado retrocediendo en el tiempo que si, como se hace tradicionalmente, se parte del principio para terminar en los humanos. La idea de la cadena de perfección se esfuma al tratarnos como una rama cualquiera del árbol de la vida.

Antoni Hoffman (1989): *Arguments on Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Un reconocido paleontólogo desmonta, una a una, todas las pretensiones de Gould y los puntuacionistas de desvincular los patrones macroevolutivos de la selección natural. Una de las mejores críticas del puntuacionismo publicadas.

Geerat J. Vermeij (1987): *Evolution and Escalation. An Ecological History of Life*. Princeton University Press, Princeton.

Un conocido paleontólogo demuestra cómo la escalada entre depredadores y presas y otros fenómenos ecológicos explican importantes patrones macroevolutivos. La acción de la selección natural se puede leer en los fósiles.

Capítulo 6

Jeffrey S. Levinton (2001): *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Un texto básico para obtener una visión de la paleontología no sesgada por las elucubraciones de Gould. Una certera crítica al puntuacionismo y a la negación de la selección natural de ciertos paleontólogos y estudiosos de la macroevolución. También incluye una interpretación neodarwinista de los resultados de la Evo-Devo.

Ernst Mayr (1963): *Populations, Species, and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge MT.

Una de las más importantes obras de Mayr en la que expone sus ideas sobre especiación, entre las que destaca su modelo peripátrico, base del puntuacionismo de Gould. Algunas de las ideas de Mayr han quedado obsoletas, pero ello no afecta al valor de esta magistral obra.

George G. Simpson (1944): *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, Nueva York.

La visión de la evolución del principal paleontólogo de la Síntesis. Un trabajo original en el que se destaca la compatibilidad del registro fósil con el modelo darwinista. Simpson propone que la evolución puede funcionar a distintas velocidades, idea de la que Eldredge y Gould sacaron su modelo puntuacionista, convirtiendo el gradiente de Simpson en una dicotomía entre cambio y su ausencia.

Geerat J. Vermeij (2004): *Nature. An Economic History*. Princeton University Press, Princeton.

Una visión económica de la evolución por un paleontólogo de prestigio. La historia de la vida es relatada a grandes rasgos y de forma tremendamente sintética desde la perspectiva de la competencia y la selección natural.

Capítulo 7

Simon Conway Morris (1998): *The Crucible of Creation. The Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, Oxford.

Una visión antagónica a la de Gould sobre los fósiles del yacimiento Burgess Shale, escrita además por uno de los principales expertos en estos fósiles. A Gould le ha salido un contrincante de talla en la profesión paleontológica.

Andrew Parker (2003): *In the Blink of an Eye: The Cause of the most Dramatic Event in the History of Life*. Simon & Schuster UK Ltd., Londres.

Una perspectiva novedosa sobre la explosión de diversidad animal en el Cámbrico. Parker argumenta convincentemente a favor de las consecuencias ecológicas de la aparición de visión y de la depredación visual. Aunque no resultara verdad, la argumentación demuestra que no se pude prescindir de la selección natural para explicar el mundo de los fósiles.

J. William Schopf (2000): *La cuna de la vida*. Crítica, Barcelona. Traducción al castellano de *Cradle of Life. The Discovery of Earth's earliest Fossils*. Princeton University Press, Princeton.

Un libro amenísimo sobre la vida antes del Cámbrico. Su principal conclusión da la razón a Darwin: existía una ingente cantidad de vida antes de la famosa explosión que ha dejado muy pocos fósiles. La vida no se diversificó de un plumazo en unos pocos millones de años, sino que llevaba centenares de millones de años evolucionando antes del Cámbrico.

Capítulo 8

Sean B. Carroll (2005): *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo*. Norton, Nueva York.

La mejor divulgación científica al servicio de la Evo-Devo y el mejor antídoto contra las presuntuosas interpretaciones antidarwinistas de sus resultados. Ha surgido un nuevo divulgador de la talla de Gould o Dawkins.

Sean B. Carroll, Jennifer K. Grenier y Scott D. Weatherbee (2005): *From DNA to Diversity* (2.ª ed.). Blackwell Publishing, Oxford.

Un libro de texto sobre la nueva genética del desarrollo por uno de los grupos más potentes en esta disciplina. Presenta numerosas ilustraciones y explicaciones muy claras de los complejísimos procesos del desarrollo. Cualquier ilusión saltacionista para explicar la macroevolución es eficazmente destruida.

Walter J. Gehring (1998): *Master Control Genes in Development and Evolution. The Homeobox Story*. Yale University Press, New Haven.

Una amena historia del descubrimiento de los genes constructores descrita por uno de sus principales artífices. Acaba apoyando la presciencia de Darwin al proponer un proto-ojo del que derivarían los diversos tipos de ojos existentes.

Marc W. Kirschner y John C. Gerhart (2005): *The Plausibility of Life. Resolving Darwin's Dilemma*. Yale University Press, New Haven.

Dos biólogos del desarrollo presentan una teoría sobre cómo la variación fenotípica sobre la que opera la selección natural promoviendo cambios se ve facilitada por numerosos procesos exploratorios y de selección que funcionan en todos los organismos complejos. La plausibilidad de la creación de nuevos fenotipos funcionales resuelve el dilema de cómo pueden cambiar organismos complejos sin que la viabilidad de los fenotipos en su ambiente se destruya.

Capítulo 9

Charles R. Darwin (1868): *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. Reeditada en 1998 por Johns Hopkins University Press. Baltimore.

Una obra imprescindible para conocer la enorme base de datos sobre variación fenotípica de Darwin, sobre la que basó su teoría. Darwin desmontó el esencialismo y la tipología en esta obra monumental de lectura más difícil que los dos Orígenes. Lo importante según este libro es la variación, mensaje que todavía no ha calado en muchos críticos del darwinismo.

Kennet J. McNamara (1997): *Shapes of Time. The Evolution of Growth and Development*. The Johns Hopkins University Press, Cambridge MT.

Un repaso ameno a la heterocronía como productora de variación fenotípica viable sobre la que puede operar la selección natural. A menudo intenta prescindir de la selección, pero termina por reconocer su necesario papel en crear cambio evolutivo.

Carl D. Schlichting y Máximo Pigliucci (1998): *Phenotypic Evolution. A Reaction Norm Perspective*. Sinauer, Londres.

Una de las mejores revisiones sobre las implicaciones evolutivas de la plasticidad fenotípica.

Mary Jane West-Eberhard (2003): *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Este voluminoso tomo es una de las principales aportaciones al nuevo darwinismo del siglo XXI. Es un retorno al énfasis de Darwin en los fenotipos y en cómo se crea la variedad fenotípica sobre la que actúa la selección natural, no

siempre en base a mutaciones que se propagan, sino según la respuesta plástica al ambiente, que se sustenta en la epigenética y el desarrollo.

Capítulo 10

Roger Lewin (1999): *Complexity. Life at the Edge of Chaos*. University of Chicago Press, Chicago.

Un ameno recorrido por las teorías de la autoorganización y la complejidad con entrevistas a sus principales exponentes y detractores. El gusto por expresiones llenas de misterio y vitalismo latente rezuma de las conversaciones con los "complejistas".

François Jacob (1982): *The Possible and the Actual*. Random House, Inc., Nueva York.

Una serie de breves ensayos escritos por el Premio Nobel François Jacob, en los que describe el trabajo de la evolución como el de un "*bricoleur*" chapucero. Nada de diseños inteligentes, sino artefactos para salir del paso. Ningún elegante proceso físico puede explicar tanta chapuza, sólo la selección natural en el aquí y ahora.

John Maynard Smith (2000): *La construcción de la vida. Genes, embriones y evolución*. Crítica, Barcelona.

Un breve repaso por las distintas visiones del desarrollo, desde la Evo-Devo a la autoorganización, por uno de los más brillantes exponentes de la biología evolutiva del último siglo.

Capítulo 11

John Maynard Smith y Eörs Szathmáry (1995): *The Major Transitions in Evolution*. W. H. Freeman.

Un libro complejo pero importantísimo para comprender cómo se pudo originar la vida y cómo se produjeron las principales transiciones entre niveles de complejidad, entre ellas el origen de la célula eucariota por simbiogénesis. Sin las pretensiones revolucionarias de Margulis. Cada paso debió ser adaptativo en sí mismo y no por sus repercusiones futuras.

John Maynard Smith y Eörs Szathmáry (2001): *Ocho hitos de la Evolución: del origen de la vida al nacimiento del lenguaje*. Tusquets, Barcelona. Traducción al castellano de *The Origins of Life*. Oxford University Press. Oxford.

Una versión abreviada y divulgativa del libro anterior. Muy claro y ameno para tratar temas tan complejos.

Richard E. Michod (1999): *Darwinian Dynamics*. Princeton University Press.

Una interpretación de la aptitud y de la individualidad desde la perspectiva de los cambios que han experimentado estos componentes de la teoría de Darwin en el transcurso de la evolución. Michod describe sin abusar de las ecuaciones las transiciones cruciales en la historia de la vida, desde moléculas a células y a organismos. Establece los criterios para que el cambio evolutivo se pueda achacar a la selección natural y propone el argumento más convincente para eliminar de una vez por todas las críticas sobre la supuesta tautología del darwinismo.

Capítulo 12

Jerry A. Coyne y H. Allen Orr (2004): *Speciation*. Sinauer, Sunderland.

El mejor libro en el mercado sobre el fenómeno de la formación de nuevas especies. Algo sesgado en contra de la especiación simpátrida, pero plenamente actual.

Ulf Dieckmann, Michael Doebeli, Johan A. J. Metz y Diethard Tautz (2004): *Adaptive Speciation*. Cambridge University Press.

Un libro editado con capítulos que repasan tanto la teoría como diferentes estudios sobre especiación simpátrida por adaptación. Un gran apoyo a la teoría de Darwin sobre la especiación como un subproducto de la adaptación.

Antonio Fontdevila y Andrés Moya (2005): *Evolución: origen, adaptación y divergencia de las especies*. Síntesis, Madrid.

Un texto general sobre biología evolutiva por autores españoles con énfasis en la formación de nuevas especies. Muy recomendable.

Menno Schilthuizen (2001): *Frogs, Flies, and Dandelions*. Oxford University Press, Oxford.

El libro más divulgativo y ameno sobre las teorías y estudios de cómo se forman nuevas especies. Claramente partidario de la especiación simpátrida y adaptativa, la de Darwin.

Capítulo 13

Eva Jablonka y Marion J. Lamb (2005): *Evolution in Four Dimensions*. The MIT Press, Cambridge MT.

La propuesta neolamarckista más novedosa y mejor fundamentada en datos científicos. Quiere ser una expansión del darwinismo que incorpore procesos en los que el ambiente determine directamente ciertos caracteres heredables. Su lectura conduce a perfilar mejor las diferencias entre fenotipo y genotipo y qué tipo de variación debe tener importancia evolutiva.

Jean B. de Lamarck (1986): *Filosofía zoológica*. Alta Fulla, Barcelona.

Traducción de la inmortal obra pionera del evolucionismo y presentación de la teoría lamarckista sobre adaptación directa del fenotipo al ambiente y transmisión de los cambios. Muy imbuido de las ideas antiguas sobre la escala natural de perfección y de esencialismo en las formas vivas. Audaz defensa del carácter animal del ser humano. El texto se lee peor hoy día que *El origen*.

Capítulo 14

Simon Conway Morris (2003): *Lifes's Solution. Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Cambridge University Press, Cambridge.

La mejor y más completa revisión de la convergencia adaptativa debida a la acción de la selección natural y un ataque frontal a las pretensiones de Gould por explicar todo por el azar. La interpretación sobre la inevitabilidad del cambio evolutivo, sin embargo, es una nueva versión de la escala natural y de la visión religiosa sobre una evolución predestinada.

Sean B. Carroll (2006): *The Making of the Fittest. DNA and the Ultimate Forensic Record of Evolution*. Norton, Nueva York.

Otra joya de la divulgación científica a cargo de Carroll, el mejor defensor del darwinismo que tenemos actualmente. En este libro explica de forma inmejorable cómo los estudios sobre variación genética confirman el papel decisivo de la selección natural en la evolución. Un capítulo está dedicado especialmente a explicar cómo el ADN revela la ubicuidad de la convergencia adaptativa.

Capítulo 15

Frans de Waal (1997): *Bien natural. Los orígenes del bien y del mal en los humanos y otros animales*. Herder. Traducción al castellano de *Good Natured* (1996). Harvard University Press.

Una defensa de los inicios animales y de las bases biológicas de la moral, cuya evolución ha llevado a la moral humana. Ofrece una perspectiva optimista sobre la sólida base de nuestra moral, al no depender del curso de la historia y de los cambios sociales.

Elliott Sober y David Sloan Wilson (1998): *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard University Press.

La defensa más aguda de la evolución del altruismo por selección de grupo por un filósofo y un biólogo evolutivo. Separan claramente el altruismo evolutivo del psicológico, pero no aciertan a explicar las pesimistas connotaciones de un altruismo surgido de la competencia entre grupos.

George C. Williams (1966): *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press.

El libro que dio origen a la resurrección de las ideas originales de Darwin sobre la primacía de la selección entre individuos y no entre grupos y su base en los genes. A partir de esta obra surgió la moderna ecología evolutiva y del comportamiento.

Capítulo 16

Andrés Moya y Enrique Font (2004): *Evolution. From Molecules to Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford.

Contribuciones de expertos en genética, bioquímica, ecología, paleontología y psicología que muestran la aplicabilidad de conceptos darwinistas a una multitud de problemas y niveles de organización en biología.

Henry Plotkin (1994): *Darwin Machines and the Nature of Knowledge*. Penguin, Londres.

Un psicólogo evolucionista explica la adquisición de conocimiento por los humanos como un proceso similar a la selección natural de los organismos, y define el concepto de darwinismo universal.

BIBLIOGRAFÍA

Agustí, J. (1994): *La Evolución y sus Metáforas*. Una perspectiva paleobiológica. Tusquets, Barcelona.

Alberch, P; Gould, S. J.; Oster, G. y Wake, D. B. (1979): "Size and shape in ontogeny and phylogeny". *Paleobiology* 5: 296-317.

Alcock, J. (2001): *The Triumph of Sociobiology*. Oxford University Press, Oxford.

Archibald, J. D. (1996): *Dinosaur Extinction and the End of an Era. What the Fossils Say*. Columbia University Press, Nueva York.

Armonies, W. y Reise, K. (2000): "Faunal diversity across a sandy shore". *Marine Ecology Progress Series* 196: 49-57.

Ayala, F. J.; Tracey, M. L.; Hedgecock, D. y Richmond, R. C. (1974): "Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila". Evolution* 28: 576-592.

Baldwin, J. M. (1902): *Development and Evolution*. MacMillan. Nueva York.

Barnard, C. J. (1984): "Stasis. A coevolutionary model". *Journal of Theoretical Biology* 110: 27-34.

Bates, H. W. (1862): "Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley". *Transactions of the Linnean Society of London* 23: 495-566.

Bateson, W. (1894): *Materials for the Study of Variation treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species*. MacMillan, Londres.

Beinhocker, E. D. (2006): *The Origin of Wealth. Evolution, Complexity, and the Radical Remaking of Economics*. Harvard Business School Press, Cambridge MT.

Bell, G. y Maynard Smith, J. (1987): "Short-term selection for recombination among mutually antagonistic species".

Nature 328: 66-68.

Bonner, J. T. (1988): *The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.

Boucot, A. J. (1978): "Community evolution and rates of cladogenesis". *Evol. Biol*. 11:545-645.

Brakefield. P. M.: Gates, J.: Keys, D.; Kesbeke, F.; Wijngaarden. P. J.: Monteiro, A.; French, V. y Carroll. S. B. (1996): "Development, plasticity, and the evolution of butterfly eyespot pattern". *Nature* 384: 236-242.

Briggs, D. E. G.; Fortey, R. A. y Wills, M. A. (1992): "Morphological disparity in the Cambrian". *Science* 256: 1670-1673.

Bromham. L.; Rambaut. A.; Fortey. R.; Cooper. A. y Penny, D. (1998): "Testing the Cambrian explosion hypothesis by using a molecular dating technique". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 12386-12389.

Brooks, D. R. y McLennan, D. A. (1991): *Phylogeny, Ecology, and Behavior. A Research Program in Comparative Biology*. Chicago University Press.

Brown, W. L. Jr. (1987): "Punctuated equilibria excused: the original examples fail to support it". *Biological Journal of the Linnean Society* 31: 383-404.

Bush, G. L.; Case. S. M.: Wilson, A. C. y Patton, J. L. (1977): "Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 74: 3942-3946.

Buss, L. W. (1987): *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press.

Camazine, S.; Deneubourg. J. L.; Franks. N. R.: Sneyd, J.: Theraulaz, G. y Bonabeau, E. (2001): *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, Princeton.

Campbell, D. T. (1960): "Blind variation and selective retention in creative thought as in other knowledge processes". *Psychological Review* 67: 380-400.

Carmeliet, P. y Tessier-Lavigne. M. (2005): "Common mechanisms of nerve and blood vessel wiring". *Nature,* 436:193-200.

Carroll, R. L. (1997): *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Carroll, S. B. (2005): *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo*. Norton, Nueva York.

— (2006): *The Making of the Fittest. DNA and the Ultimate Forensic Record of Evolution*. Norton, Nueva York.

Carroll, S. B.; Grenier, J. K. y Weatherbee, S. D. (2005): *From DNA to Diversity. Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*. Blackwell Publishing, Oxford.

Cavalier-Smith. T. (1987): "The simultaneous symbiotic origin of mitochondria, chloroplasts, and microbodies". *Annals New York Academy of Science* 503: 55-71.

Chatwin, B. (1994): *Los trazos de la canción*. Muchnik, Barcelona. Traducción al Castellano de *The Songlines* (1987). Penguin. Londres.

Chauvin, R. (2000): *Darwinismo. El fin de un mito*. Espasa Calpe. Madrid.

Conway-Morris, S. C. (1998): *The Crucible of Creation. The Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, Oxford.

— (2003): *Life's Solution. Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Cambridge University Press, Cambridge.

Corning, P. A. (2005): *Holistic Darwinism. Synergy, Cybernetics, and the Bioeconomics of Evolution*. University of Chicago Press, Chicago.

Cornish-Bowden, A. (2004): *The Pursuit of Perfection. Aspects of Biochemical Evolution*. Oxford University Press.

Coyne, J. A. y Orr, H. A. (2004): *Speciation*. Sinauer, Sunderland MA.

Crick, F. (1989): *Qué loco propósito*. Tusquets, Barcelona. Traducción al castellano de *What Mad Pursuit: A Personal View of Scientific Discovery* (1988). Basic Books. Nueva York.

Darwin, C. R. (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Murray. [Numerosas ediciones en castellano].

— (1868): *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. Murray, Londres. Reeditado en 1998 por Johns Hopkins University Press, Baltimore.

— (1871): *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Murray. [Numerosas ediciones en castellano].

Dawkins, R. (2000): *El gen egoísta*. Salvat, Barcelona. Traducción al castellano de *The Selfish Gene* (1976). Oxford University Press, Oxford.

— (2003): *A Devil's Chaplain*. Phoenix.

— (2004): *The Ancestor's Tale. A Pilgrimage to the Dawn of Life*. Weidenfeld & Nicholson, Londres.

Dennett, D. C. (1999): *La peligrosa idea de Darwin: evolución y significados de la vida*. Galaxia Gutenberg, Barcelona. Traducción al castellano de *Darwin's Dangerous Idea* (1995). Penguin Allen Lane, Londres.

— (2007): *Romper el hechizo. La religión como un fenómeno natural*. Katz. Madrid. Traducción al castellano de *Breaking the Spell. Religion as a Natural Phenomenon* (2006). Penguin Allen Lane, Londres.

Dieckmann, U. y Doebeli, M. (1999): "On the origin of species by sympatric speciation". *Nature* 400: 354-357.

Dieckmann, U.; Doebeli, M.; Metz, J. A. J. y Tautz, D. (2004): *Adaptive Speciation*. Cambridge University Press, Cambridge.

Dingus, L. (1984): "Effects of stratigraphic completeness on interpretations of extinction rates across the Cretaceous-Tertiary boundary". *Paleobiology* 10: 420-438.

Dobzhansky, T. (1962): *Mankind Evolving: The Evolution of the Human Species*. Yale University Press, New Haven.

Doherty, P. E; Sorci. G.; Royle, J. A.; Hines, J. E.; Nichols, J. D. y Boulinier, T. (2003): "Sexual selection affects local extinction and turnover in bird communities". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 5858-5862.

Douglas. M. E. y Avise, J. C. (1982): "Speciation rates and morphological divergence in fishes: tests of gradual versus rectangular modes of evolutionary change". *Evolution* 36: 224-232.

Edelman, G. (1987): *Neural Darwinism: The Theory of Neuronal Group Selection*. Basic Books, Nueva York.

Eldredge, N. (1985): *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford University Press, Oxford.

— (1995): *Reinventing Darwin. The Great Evolutionary Debate*. Weidenfeld & Nicholson. Londres.

Eldredge, N. y Gould. S. J. (1972): "Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism". En T. J. M. Schopf y J. M. Thomas (eds.). *Models in Paleobiology*, pp. 82-115. Freeman, Nueva York.

Erwin, D. H. (1993): *The Great Paleozoic Crisis*. Columbia University Press, Nueva York.

Fisher, R. A. (1930): *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.

Fortey, R. A. y Owens, R. M. (1990): "Evolutionary radiations in the Trilobita". En P. D. Taylor y G. P. Larwood (eds.), *Major Evolutionary Radiations*, pp. 139-164. Clarendon Press, Oxford.

Fortey, R. A.; Briggs, D. E. G. y Wills, M. A. (1996): "The Cambrian evolutionary 'explosion': Decoupling cladogenesis from morphological disparity". *Biological Journal of the Linnean Society* 57:13-33.

Goldschmidt. R. (1940): *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven.

— (1945): "Mimetic polymorphism, a controversial chapter of Darwinism". *Quarterly Review of Biology* 20:147-164, 205-330.

Goodwin. B. C. (1998): *Las manchas del leopardo*. Tusquets, Barcelona. Traducción al castellano de *How the Leopard Changed its Spots* (1994). Weidenfeld & Nicholson. Londres.

Gould, S. J. (1974): "The origin and function of 'bizarre' structures: antler size and skull size in the 'Irish elk', *Megaloceros giganteus*". *Evolution* 28: 191-220.

— (1979): "On the importance of heterochrony for evolutionary biology". *Systematic Zoology* 28: 224-226.

— (1980): "Is a new and general theory of evolution emerging?". *Paleobiology* 6: 119-130.

— (1982): "Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution". En J. T. Bonner (ed.). *Evolution and Development*, pp. 333-346. Springer, Nueva York.

— (1984): "The cosmic dance of Shiva". *Natural History* 93:14-19.

— (1985): "The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology". *Paleobiology* 11:1-12.

— (1993): *Vida maravillosa*. Crítica, Barcelona. Traducción al castellano de *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History* (1989). Hutchinson Radius, Londres.

— (1998): "On embryos and ancestors". *Natural History* 20: 58-65.

— (2004): *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets, Barcelona. Traducción al Castellano de *The Structure of Evolutionary Theory* (2002). Harvard University Press, Cambridge, MA.

Gould. S. J. y Eldredge, N. (1977): "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution revisited". *Paleobiology* 3:115-151.

Gould, S. J. y Lewontin, R. (1979): "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme". *Proceedings of the Royal Society of London* B 205: 581-598.

Gould, S. J. y Vrba, E. S. (1982): "Exaptation - a missing term in the science of form". *Paleobiology* 8: 4-15.

Haeckel, E. (1869): "Über Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie". *Jenaische Zeitschrift* 5: 353-370.

Haig, D. (2002): *Kinship and Genomic Imprinting*. Rutgers University Press, New Brunswick.

Haldane, J. B. S. (1949): "Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution". *Evolution* 3: 51-56.

Hamilton, W. D. (1964): "The genetical evolution of social behavior, I and II". *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.

Hamilton, W. D. y Lenton. T. M. (1998): "Spora and Gaia: How microbes fly with their clouds". *Ethology Ecology & Evolution* 10: 1-16.

Hochachka, P. W. y Somero, G. N. (2002): *Biochemical Adaptation. Mechanism and Process in Physiological Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Hoekstra, H. E. y Coyne, J. A. (2007): "The locus of evolution: Evo Devo and the genetics of adaptation". *Evolution* 61: 995-1016.

Hoffman, A. (1989): *Arguments on Evolution: A Paleontologist's Perspective*. Oxford University Press, Oxford.

Hull. D. L. (1980): "Individuality and selection". *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 311-332.

Huxley, T. H. (1894): *Evolution & Ethics*. MacMillan & Co., Londres.

Jablonka, E. y Lamb, M. J. (2005): *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension*. Oxford University Press, Oxford.

— (2005): *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. The MIT Press, Cambridge MT.

Jablonski, D. (1987): "Heritability at the species level: Analysis of geographic range of cretaceous mollusks". *Science* 238: 360-363.

— (1993): "The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time". *Nature* 364:142-144.

— (1996): "Extinción de fondo frente a extinciones en masa". En *La lógica de las extinciones*, pp. 65-91 (J. Agustí, [ed.]). Tusquets. Barcelona.

Jacob, F. (1982): *El juego de lo posible*. Grijalbo, Barcelona. Traducción al castellano de *The Possible and the Actual*. Pantheon Books, Nueva York.

James, W. (1880): "Great men, great thoughts, and the environment". *The Atlantic Monthly* 46: 441-459.

John. B. y Miklos, G. (1988): *The Eukaryote Genome in Development and Evolution*. Allen & Unwin, Londres.

Joshi, A. (1997): "Adaptive evolution and the footprints of history". *Current Science* 72: 944-949.

Kauffman, E. G. y Harries, P. J. (1996): "Las consecuencias de la extinción en masa. Predicciones para la supervivencia y regeneración en ecosistemas antiguos y modernos", pp. 17-60. En *La lógica de las extinciones* (J. Agustí [ed.]). Tusquets, Barcelona.

Kauffman. S. A. (1993): *The Origins of Order*. Oxford University Press. Oxford.

Kirschner. M. W. y Gerhart. J. C. (2005): *The Plausibility of Life. Resolving Darwin's Dilemma*. Yale University Press, New Haven.

Kirschvink, J. L.; Ripperdan. R. L. y Evans. D. A. (1997): "Evidence for a large-scale reorganization of Early Cambrian continental masses by inertial interchange true polar wander". *Science* 277: 541-545.

Knowlton, N.; Mate. J. L.; Guzmán, H. M.: Rowan, R. y Jara, J. (1997): "Direct evidence for reproductive isolation among the three species on the *Montatrea annularis* complex in Central America (Panamá and Honduras)". *Marine Biology* 127: 705-711.

Kropotkin, P. (1902): *Mutual Aid: A Factor of Evolution*. Heinemann, Londres.

Kuhn, T. (2000): *La estructura de las revoluciones científicas*. FCE, Madrid. Traducción al Castellano de *The Structure of Scientific Revolutions* (1962). University of Chicago Press.

Kurtén, B. (1959): "Rates of evolution in fossil mammals. Cold Spring Harbor Symp". *Quant. Biol*. 21: 1-14.

Lamarck, J. B. (1809): *Philosophie zoologique*. Traducido al castellano y reeditado como *Filosofía zoológica* (1986). Alta

Fulla, Barcelona.

Lande, R. (1976): "The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci". *Genetics Research Cambridge* 26: 221-235.

— (1979): "Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement". *Evolution* 33: 234-251.

Lawrence, P. (2004): "Theoretical embryology: a route to extinction?". *Current Biology* 14: R7-R8.

Levins, R. y Lewontin, R. (1985): *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Levinton, J. S. (2001): *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Levinton. J. S. y Simon, C. (1980): "A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record". *Syst. Zool*. 29:130-142.

Lewin, R. (1995): *Complejidad*. Tusquets, Barcelona. Traducción al castellano de *Complexity. Life at the Edge of Chaos* (1992). MacMillan, Nueva York.

Lewontin, R. C. (1978): "Adaptation". *Scientific American*, 239: 212-230.

— (1983): "Gene, organism, and environment". En D. S. Bendall (ed.), *Evolution from Molecules to Men*, pp. 273-285. Cambridge University Press, Cambridge.

— (2000): *The Triple Helix. Gene, Organism, and Environment*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Lloyd, E. A. y Gould, S. J. (1993): "Species selection on variability". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 90: 595-599.

Losos, J. B. (2004): "Adaptation and Speciation in Greater Antillean Anoles". En U. Dieckmann, M. Doebeli, J. A. J. Me-

tz y D. Tautz (eds.) 2004. *Adaptive Speciation*, pp. 335-342. Cambridge University Press, Cambridge.

Losos, J. B.; Warheit, K. I. y Schoener, T. W. (1997): "Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards". *Nature* 387: 70-73.

Losos, J. B.; Jackman, T. R.; Larson, A.; de Queiroz, K. y Rodríguez-Schettino, L. (1998): "Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards". *Science* 279: 2115-2118.

Lovelock. J. (1993): *Las edades de Gaia*. Tusquets, Barcelona.

Malthus, T. R. (1798): *An Essay on the Principle of Population*. Reedit. 1993 por Oxford University Press. Edición en castellano Primer Ensayo sobre la Población (1984). Alianza Editorial, Madrid.

Margalef, R. (1977): *Ecología*. Omega, Barcelona.

— (1978): *Perspectivas de la teoría ecológica*. Blume, Barcelona.

— (1996): "¿Pueden ser de origen endógeno las grandes catástrofes de la biosfera? La otra sombra de Gaia", pp. 155-184. En *La lógica de las extinciones* (J. Agustí [ed.]). Tusquets, Barcelona.

Margulis, L. (1981): *Symbiosis in Cell Evolution*. W. H. Freeman, Nueva York.

Margulis, L. y Sagan, D. (2003): *Captando genomas. Una teoría sobre el origen de las especies*. Kairós, Barcelona. Traducción al castellano de *Acquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species* (2002). Basic Books, Nueva York.

Mattick, J. S. (2003): "Challenging the dogma: The hidden layer of non-protein coding RNAs in complex organisms". *BioEssays* 25: 930-939.

— (2004): "Los intrones". *Investigación y ciencia* 12: 26-33.

Maynard Smith. J. (2000): *La construcción de la vida. Genes, embriones y evolución*. Crítica. Barcelona.

Maynard Smith, J. y Szathmáry, E. (1995): *The Major Transitions in Evolution*. W. H. Freeman, Oxford.

— (2001): *Ocho hitos de la evolución: del origen de la vida al nacimiento del lenguaje*. Tusquets, Barcelona. Traducción al castellano de *The Origins of Life*. Oxford University Press. Oxford.

Mayr. E. (1963): *Populations, Species, and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge MA.

— (1982): *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard University Press. Cambridge MA.

— (1998): *Así es la Biología*. Debate, Barcelona.

— (2001): *What Evolution Is*. BasicBooks, Nueva York.

McKinney, M. L. (1997): "Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views". *Ann. Rev. Ecol. Syst*., 28: 495-516.

McLain. D. K.; Moulton. M. P. y Redfearn. T. P. (1995): "Sexual selection and the risk of extinction of introduced birds on oceanic islands". *Oikos* 74: 27-34.

McNamara, K. J. (1997): *Shapes of Time. The Evolution of Growth and Development*. Johns Hopkins University Press. Baltimore.

Mereschkovsky, K. S. (1909): "The Theory of Two Plasms as the Foundation of Symbiogenesis: New Knowledge concerning the Origins of Organisms". En ruso citado en Khakhina. L. N., Margulis, L. y McMenamin, M. (1992), *Concepts of Symbiogenesis: History of Simbiosis as an Evolutionary Mechanism*. Yale University Press, New Haven CT.

Michod, R. E. (1999): *Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton University Press, Princeton NJ.

Monod, J. (1977): *El azar y la necesidad*. Barral, Barcelona. Traducción al castellano de *Le hasard et la nécessité* (1970). Editions du Seuil, París.

Morris, P. J. (1995): "Coordinated stasis and ecological locking". *Palaios* 10:101-102.

Nei, M. (1972): "Genetic distance between populations". *American Naturalist* 106: 238-292.

Nesse, R. M. y Williams, G. C. (2000): *¿Por qué enfermamos?* Grijalbo, Barcelona. Traducción al castellano de *Why We Get Sick. The New Science of Darwinian Medicine* (1994). Random House. Nueva York.

Newell, N. D. (1947): "Intraspecific categories in invertebrate paleontology". *Evolution* 1:163-171.

Nijhout, H. F. (1991): *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Smithsonian Institution Press, Washington.

Odling-Smee, F. J.; Laland, K. N. y Feldman, M. W. (2003): *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton University Press, Princenton NJ.

Oyama, S. (2000): *Evolution's Eye. A Systems View of the Biology-Culture Divide*. Duke University Press, Durham, NC.

Pagel, M.; Venditti, C. y Meade, A. (2006): "Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level". *Science* 314:119-121.

Parker, A. (2003): *In the Blink of an Eye: the Cause of the most Dramatic Event in the History of Life*. Simon & Schuster, Londres.

Patterson, C. y Smith, A. B. (1987): "Is the periodicity of extinctions a taxonomic artefact?". *Nature* 330: 248-251.

Pearson, P. N. (1998): "Speciation and extinction asymmetries in paleontological phylogenies: evidence for evolutionary progress?". *Paleobiology* 24: 305-335.

Pinker, S. (2003): *La tabla rasa. La negación moderna de la naturaleza humana*. Paidós, Barcelona. Traducción de *The Blank Slate. The Modern Denial of Human Nature*. Penguin Books, Londres.

Plotkin, H. (1994): *Darwin Machines and the Nature of Knowledge*. Penguin, Londres.

Popper, K. R. (1972): *Objective Knowledge: An Evolutionary Approach*. Oxford University Press, Oxford.

— (1985): *La lógica de la investigación científica*. Tecnos, Madrid. Traducción al Castellano de *Logic of Scientific Discovery* (1968). Harper & Row. Nueva York.

Prigogine, I. y Stengers, I. (1983): *La nueva alianza. Metamorfosis de la ciencia*. Alianza, Madrid. Traducción al castellano de *La nouvelle alliance. Métamorphose de la science* (1979). Gallimard. París.

Raff, R. A. (1996): *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. University of Chicago Press, Chicago.

Raup, D. M. (1986): "Biological extinction in Earth history". *Science*, 231:1528-1533.

— (1991): *Extinctions: Bad Genes or Bad Luck?* W. W. Norton, Nueva York.

Raup. D. M. y Sepkoski, J. J. (1984): "Periodicity of extinctions in the geological past". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 81: 801-805.

Reeve, H. K. y Sherman, P. W. (1993): "Adaptation and the goals of evolutionary research". *Quart. Rev. Biol*. 68: 1-32.

Rice. S. H. (1995): "A genetical theory of species selection". *Journal of Theoretical Biology* 177: 237-245.

Rosenberg. A. (2000): *Darwinism in Philosophy, Social Science and Policy*. Cambridge University Press, Cambridge.

Rowe, A. W. (1899): "An analysis of the genus *Micraster* as determined by rigid zonal collection from the zone of *Rhynchonella cuvieri* to that of *Micraster coranguinum". Quarterly Journal Geological Society London* 55: 494-546.

Ruiz. R. G. y Ayala, E J. (1999): "El núcleo duro del Darwinismo". En T. F. Glick, R. Ruiz y M. A. Puig-Samper (eds.): *El darwinismo en España e Iberoamérica*. Doce Calles, Aranjuez.

Runnegar, B. (1982): "A molecular-clock date for the origin of the animal phyla". *Lethaia* 15: 199-205.

Sampedro, J. (2002): *Deconstruyendo a Darwin*. Crítica, Barcelona.

Schilthuizen, M. (2001): *Frogs, Flies and Dandelions*. Oxford University Press, Oxford.

Schluter. D. (2000): *The Ecology of Adaptive Radiations*. Oxford University Press, Oxford.

Schmalhausen. I. I. (1949): *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. Blakiston, Philadelphia.

Schopf, J. W. (2000): *La cuna de la vida. El descubrimiento de los primeros fósiles de la tierra*. Crítica, Barcelona.

Schopf, T. J. M.; Raup, D. M.; Gould. S. J. y Simberloff, D. S. (1975): "Genomic versus morphologic rates of evolution: influence of morphologic complexity". *Paleobiology* 1: 63-70.

Sepkopski, J. J. Jr. (1984): "A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions". *Paleobiology* 10: 246-267.

Simons, A. M. (2002): "The continuity of microevolution and macroevolution". *J. Evol. Biol*. 15:688-701.

Simpson, G. G. (1944): *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, Nueva York.

— (1980): *Splendid Isolation*. Yale University Press, New Haven CT.

Singer, P. (2000): *Una izquierda darwiniana*. Crítica, Barcelona. Traducción al castellano de *A Darwinian Left*. Weidenfeld & Nicolson, Londres.

Slatkin. M. (1981): "A diffusion model of species selection". *Paleobiology* 1:421-425.

— (1987): "Gene flow and the geographic structure of natural populations". *Science* 236: 787-792.

Smith, A. B. (1984): "Classification of the Echinodermata". *Paleontology* 27: 431-459.

Sober, E. y Wilson, D. S. (1998): *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard University Press, Cambridge MT.

Sokal. A. y Bricmont, J. (1999): *Imposturas intelectuales*. Paidós, Barcelona. Traducción al Castellano de *Intellectual Impostures* (1998). Profile Books, Londres.

Stanley, S. M. (1975): "A theory of evolution above the species level". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 72: 646-650.

— (1979): *Macroevolution: Pattern and Process*. W. H. Freeman, San Francisco.

— (1992): "Can neurons explain the Cambrian explosion?" *Geol. Soc. Am*. 1992 annual meeting, Cincinatti, OH (citado en Levinton 2001).

Streelman, J. T. y Danley, P. D. (2003): "The stages of vertebrate evolutionary radiation". *Trends in Ecology & Evolution*

18:126-131.

Slümpke, H. (1967): *The Snouters. Form and Life of the Rhinogrades*. University of Chicago Press, Chicago.

Thornhill. R. y Palmer, C. T. (2000): *A Natural History of Rape*. The MIT Press, Cambridge, MA.

Tilman, D. (1999): "The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles". *Ecology* 80: 1455-1474.

Todd, N. B. (1970): "Karyotypic fissioning and canid phylogeny". *Journal of Theoretical Biology* 26: 445-480.

Trivers, R. (1971): "The evolution of reciprocal altruism". *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.

Turing, A. C. (1952): "The chemical basis of morphogenesis". *Philosophical Transactions of the Royal Society* B237: 37-72.

Travisano, M.: Mongold, J. A.; Bennett, A. F. y Lenski, R. E. (1995): "Experimental tests of the roles of adaptation, chance and history in evolution". *Science* 267: 87-90.

Turner, J. R. G. (1981): "Adaptation and evolution in *Heliconius*: a defense of NeoDarwinism". *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 99-121.

Valentine, J. W.; Erwin, D. H. y Jablonski, D. (1996): "Developmental evolution of metazoan body plans: the fossil evidence". *Developmental Biology* 173: 373-381.

Vallejo, F. (1998): *La tautologia darwinista*. Taurus, Madrid.

Van Ham. R. C. H. J.; Moya, A. y Latorre, A. (2004): "The evolution of endosymbiosis in insects". En A. Moya y E. Font (eds.), *Evolution. From Molecules to Ecosystems*, pp. 94-105. Oxford University Press, Oxford.

Van Valen, L. (1973): "A new evolutionary law". *Evolutionary Theory* 1:1-30.

— (1975): "Group selection, sex, and fossils". *Evolution* 29: 87-94.

Vermeij, G. J. (1987): *Evolution and Escalation. An Ecological History of Life*. Princeton University Press, Princeton NJ.

— (2004): *Nature: An Economic History*. Princeton University Press, Princeton.

Vrba, E. S. (1983): "Macroevolutionary trends: new perspectives on the roles of adaptation and incidental effect". *Science* 221. 387-389.

Waddington, C. H. (1953): "Genetic assimilation of an acquired character". *Evolution* 7:118-126.

Wallace, A. R. (1889): *Darwinism*. MacMillan, Londres.

Wallin, I. E. (1927): *Symbionticism and the Origin of Species*. Williams & Wilkins, Baltimore MD.

Ward, P. D. (1997): *The Call of the Distant Mammoths*. Springer Verlag New York Inc., Nueva York.

Warren, R. W.; Nagy, L.; Selegue, J.; Gates, J. y Carroll, S. (1994): "Evolution of homeotic gene regulation and function in flies and butterflies". *Nature* 372: 458-461.

Webster, G. y Goodwin, B. (1996): *Form and Transformation: Generative and Relational Principles in Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

West-Eberhard, M. J. (2003): *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Williams, G. C. (1966): *Adaptation and Natural Selection. A Critique of some Current Evolutionary Thought*. Princeton University Press, Princeton NJ.

— (1975): *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton NJ.

— (1989): "A sociobiological expansion of Evolution and Ethics". En J. Paradis y G. C. Williams (eds.), *Evolution &*

Ethics, pp. 179-214. Princeton University Press, Princeton NJ.

— (1992): *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. Oxford University Press, Oxford.

— (1996): *Plan and Purpose in Nature*. Weidenfeld & Nicolson, Londres.

Williamson, D. I. (2001): "Larval transfer and the origin of larvae". *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 111-122.

Williamson, P. G. (1981): "Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin". *Nature* 293: 437-443.

Wills. M. A.; Briggs, D. E. G. y Fortey, R. A. (1994): "Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and Recent arthropods". *Paleobiology* 20: 93-130.

Wilson, D. S. (1980): *The Natural Selection of Populations and Communities*. Benjamin/Cummings Publ. Co., Menlo Park.

Wilson E. O. (1980): *Sociobiología*. Omega, Barcelona. Traducción al castellano de *Sociobiology. The New Synthesys*. Harvard University Press, Cambridge MA.

Wolpert, L. (1969): "Positional information and the pattern of cellular differentiation". *Journal of Theoretical Biology* 25:1-47.

Wray, G. A.; Levinton, J. S. y Shapiro, L. H. (1996): "Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla". *Science* 274: 568-573.

Wynne-Edwards, V. C. (1962): *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Oliver & Boyd, Edinburgo.

JUAN MORENO KLEMMING (nacido en 1954 se doctoró en ecología animal por la Universidad de Uppsala (Suecia) y actualmente es profesor de investigación del CSIC en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Desde 1980 ha estudiado diversos aspectos de la ecología evolutiva y eco-fisiología de aves en Suecia, España, Antártida y Patagonia, especialmente en relación con la reproducción. Ha publicado más de 180 trabajos científicos en revistas internacionales sobre estos temas, además de varios artículos divulgativos, capítulos de libro, y tres libros: *Los retos actuales del darwinismo, Entre el cielo y el agua: aves marinas* y *Evolución por selección sexual según Darwin: la vigencia de una idea*.

Notas de esta edición digital

[1] Dennet nunca usa el término *silogismo*. Cita la comparación habitual de *algoritmo* con una receta, «una tediosa división del proceso en pasos muy simples que no requieren decisiones sabias o juicios delicados o intuiciones» que permiten llegar a un resultado comestible hasta al más torpe o inexperto en la cocina.

Tal vez a Moreno le parece adecuado el término silogismo si antes ha hablado de *premisas* (que hace equivalente a *condiciones necesarias*) pero dar el salto de *silogismo* a *proceso ciego y automático* (como él mismo califica a la selección natural en el epílogo) es una «maniobra mental» muy forzada.

(Nota de esta ed. digital) <<

[2] Lamarck no sólo no propugnó «la instrucción directa por el ambiente» sino que la rechazó expresamente en su *Filosofía zoológica* («sean cuales sean las circunstancias, no operan directamente sobre la forma y sobre la organización de los animales ninguna modificación», pág. 221 de la edición original de 1809). Mayr atribuye la idea a Geoffroy Saint-Hilaire (pág. 362 de *The Growth of Biological Thought*, obra cuya lectura es recomendada por Moreno; véase también artículo de Mayr «Lamarck Revisited» de 1972).

Los lamarckistas posteriores a Lamarck eran conscientes de que era muy difícil distinguir si el medio influía directa o indirectamente sobre los organismos. Moreno va a insistir en varias ocasiones en confundir el lamarckismo de Lamarck con lo que Mayr llama «geoffroysmo» y el lamarckismo posterior a Lamarck.

(Nota de esta ed. digital) <<

[3] Cuanto más control alcance el genotipo sobre el fenotipo menos plasticidad de este último ante los cambios ambientales,

lo cual acaba siendo menos ventajoso frente a quienes la mantengan.

(Nota de esta ed. digital) <<

[4] Moreno aquí se refiere a la *neotenia* («retención» de caracteres larvarios por retraso o detención del desarrollo somático —no se llega desencadenar la metamorfosis— en una larva que adquiere la capacidad de reproducirse de la fase somática adulta a la que no se llega) pero en la figura 56 habla de «adelantar la madurez» (*¿progénesis* o *pedogénesis?*) que hace que una larva pueda reproducirse. Son dos formas distintas de prescindir de la fase adulta o de convertir una fase larvaria en adulta, englobadas en el concepto de *pedomorfosis*.

(Nota de esta ed. digital) <<

[5] *Retrospective gradualism*: el 'darwinismo retrospectivo' es definido en un inciso por West–Eberhard en *Developmental Plasticity and Evolution* (2003, pág. 473):

> the idea that large change involves traits previously evolved gradually via small steps
>
> La idea de que un gran cambio implica rasgos que previamente evolucionaron gradualmente a través de pequeños pasos.

Que Darwin fue gradualista —convencido y estricto— como geólogo y como biólogo, es algo bien sabido. Era plenamente consciente de que usaba el gradualismo de forma *retrospectiva* para explicar cualquier gran cambio (con apariencia 'saltatoria') por una sucesión de pequeños pasos previos —lo mismo que hizo con los cambios geológicos 'catastróficos' desde que leyó en el *Beagle* los *Principios de Geología* de Lyell—. Parece innecesario añadir el adjetivo 'retrospectivo' (tanto como lo sería 'prospectivo' si se vaticina que en el futuro cualquier cambio será gradual) o quizá se trate, por ponerle un nombre, de «gradualismo previo». West–Eberhard, pocas páginas después, dice

del gradualismo retrospectivo, en otro inciso, «que la organización adaptativa de las novedades heterocrónicas debería atribuirse a una evolución gradual previa».

West–Eberhard en su artículo «Toward a Modern Revival of Darwin's Theory of Evolutionary Novelty» (*Philosophy of Science*, 75 [Diciembre de 2008]) añade que las novedades o «fenómenos saltatorios» —lo que Darwin califica de «modo de transición relativamente súbito»— «son sólo viejos productos de una evolución gradual cuyo momento de expresión ha cambiado».

En el texto reproducido de *El origen de las especies* Darwin no menciona la selección natural —ni parece que vea que la selección natural esté en entredicho porque es en el siguiente apartado donde trata lo que denomina 'Dificultades especiales de la teoría de la selección natural'—. No obstante, Moreno debe saber que la heterocronía fue usada por Cope como mecanismo alternativo de 'creación', porque para éste si bien la selección natural eliminaba a los no adaptados, no explicaba «el origen de los más aptos» (véase Gould, 1979 [pág. 111 de la traducción española]). Parece obvio que nada impide poner a prueba cualquier «nueva creación» en el «algoritmo de la selección natural».

(Nota de esta ed. digital) <<

[6] En la edición escrita consta 'Major'. El nombre en español de la isla ecuatoriana es Daphne Mayor. Obviamente los Grant escriben su forma anglosajona, aunque etimológicamente latina, 'Major'.

(Nota de esta ed. digital) <<

[7] Dice Corning que «los efectos funcionales sinérgicos son un aspecto fundamental de prácticamente todas las disciplinas científicas. La razón por la cual la universalidad de este principio funcional no ha sido ampliamente apreciada en el pasado es

que la sinergia ha viajado bajo muchos alias diferentes: efectos emergentes, cooperatividad, simbiosis, una división del trabajo (o, más precisamente, una combinación de trabajo), epistasis, efectos de umbral, transiciones de fase, coevolución, heterosis, atractores dinámicos, efectos holísticos, mutualismo, complementariedad e incluso interacciones y cooperación» (*Holistc Darwinism*, pág. 15).

(Nota de esta ed. digital) <<

[8] Moreno confunde a la Reina de Corazones de *Alicia en el país de las maravillas*, un naipe que se recuerda por resolver los problemas ordenando «¡Que le corten la cabeza!», con la Reina Roja de una obra posterior, *A través del espejo* (capítulo 2), una pieza de ajedrez que grita «¡Más rápido! ¡Más rápido!» y que le dice a Alicia «aquí, como ves, hace falta correr todo cuanto una pueda para permanecer en el mismo sitio».

(Nota de esta ed. digital) <<

[9] La selección disruptiva parece un caso extremo —porque es literalmente «rompedora» de especies— de la selección intraespecífica dependiente de la frecuencia, es decir, entre genotipos que tienden a diferenciarse, en el hipotético caso de los pinzones que Moreno plantea, para evitar la competencia por un recurso hasta convertirse en especies diferentes. La divergencia conduce a la especialización y ésta a la especiación. Este proceso ya la vio Darwin.

(Nota de esta ed. digital) <<

[10] La perfección o el progreso en la *escala natural* en la que Lamarck cree —al menos mientras redacta su *Filosofía zoológica* — se debe a, como dice J. Templado (*Historia de las teorías evolucionistas*, pág. 36) «una tendencia central general, inherente a la materia viva, que la impulsa a evolucionar hacia formas más complejas» que formaría «una seriación o gradación regular de los distintos grupos animales» si no interviniese un segundo

factor externo, la acción indirecta de las circunstancias ambientales alteraría la regularidad de dicha gradación.

(Nota de esta ed. digital) <<

[11] Sobre este error de que es la voluntad del animal y no la necesidad (*besoin*) la que mueve al animal a adaptarse, que se ha perpetuado en la literatura anglosajona sobre Lamarck y que Moreno acepta tal vez por «leer» a Lamarck a través de ella, véase «Retorno a Limoges. La adaptación en Lamarck» de Gustavo Caponi y también «Lamarck Revisited» de Mayr (1972).

(Nota de esta ed. digital) <<

[12] En cambio, Francis Galton, primo de Darwin, inventor del término eugenesia y promotor de su ideología, el eugenismo, creía firmemente en la selección de los más aptos, de los superiores, para la mejora de las élites sociales. El eugenismo, que contó como muchos seguidores en muchos países, llegó hasta sus peores consecuencias conocidas en la Alemania nazi.

(Nota de esta ed. digital) <<

[13] Podría haberse ahorrado el experimento y los ratones hubiesen mantenido sus colas porque Malthus ya dejó dicho en su *Natural Teology* que después de incontables generaciones de judíos circuncidados por tradición (no por experimentación) los prepucios se empeñan en reaparecer con cada nacimiento de un varón.

(Nota de esta ed. digital) <<

[14] Sean Carroll en su libro aporta pruebas de ADN para resolver el «caso» del la evolución en el «tribunal de la opinión pública» estadounidense porque la mitad o más de sus conciudadanos duda de ella o la niega. Lo dice en el prefacio, que titula muy coherentemente "Más allá de toda duda razonable". Moreno se contagia de ese planteamiento judicial (y quizá también del éxito de alguna serie de televisión) y por ello usa el término 'forénsico', que quizá le parezca más rotundo y más científico

que 'forense'. Y también nos deja el nuevo adverbio 'forénsicamente'.

(Nota de esta ed. digital) <<

[15] Puede que no sea difícil de entender pero es muy difícil plasmarlo al escribir y Moreno no lo consigue. Se pueden poner muchos ejemplos. En el capítulo 8 la selección natural es una fuerza (o algo que la tiene):

> Para eso necesitan la fuerza de la selección natural, que favorece a ciertos fenotipos resultantes más que a otros.

En el capítulo 15 (la cursiva no existe en el original):

> La selección natural *optimiza* el grado de plasticidad fenotípica previa del rasgo, y actúa además sobre los fenotipos plásticos, *favoreciendo* genes que facilitan el desarrollo de los fenotipos más adecuados al cambio ambiental

¿Y a qué se refiere Moreno cuando usa la palabra 'dejación' junto con 'selección natural'? ¿La selección natural desiste o renuncia a actuar? ¿No será más bien que ese proceso *automático* que es la selección natural simplemente no se produce?

(Nota de esta ed. digital) <<

[16] Jablonka y Lamb ha propuesto un lamarckismo que no se opone a la selección natural. La herencia de los caracteres adquiridos, ya sea por «reacción» (o respuesta) del organismo a los cambios en el ambiente o por instrucción directa del ambiente, es una forma teórica de crear novedad y de hacerla heredable pero Lamarck le atribuyó el papel de «motor» de la evolución a «una tendencia central general, inherente a la materia viva, que la impulsa a evolucionar hacia formas más complejas» (véase la nota 7 de esta edición digital). Los cambios producidos con el «mecanismo del uso y el desuso» —así lo llama Moreno— van a desviar la evolución de su trayectoria, el ascenso por la escala natural. Obviamente este lamarckismo de Lamarck, en el que la adaptación es una desviación de una tra-

yectoria dirigida por un «impulso» evolutivo —tan inexplicable que parece vitalista— no es lo que parece pensar Moreno como alternativa a la selección natural.

Para Darwin ese «motor», que trabaja con la variación (abanico de «novedades» en los organismos cuya causa no podía explicar), era la selección natural. Fueron otros después los que, no convenciéndoles el «motor» darwiniano y no pudiendo usar el etéreo «motor» de Lamarck, tomaron el «mecanismo de la herencia de los caracteres adquiridos» como generador y perpetuador de novedades por hacerlas heredables y también como «motor» de la evolución.

Se puede dejar la herencia lamarckiana sólo con sus papeles de generadora y perpetuadora de novedades y considerar como «motor» a la selección. Darwin lo hizo e ideó su mecanismo «muy lamarckiano» de la pangénesis, que ha quedado debidamente olvidado por no ser «darwiniano» o «neodarwiniano». Es el mecanismo de «grabación» lamarckiana en el ADN (con cambios no aleatorios en el genotipo por «reacciones» —o respuestas— del fenotipo o por «instrucción» —como dice Moreno— del ambiente) lo que resulta incompatible con la genética actual (compatible con, o que lleva en sí misma, un mecanismo generador mutacionista moderado —entiéndase, gradualista—). Esta genética se pudo acoplar al darwinismo, desnudo de un mecanismo de generación y herencia de novedades, en la Síntesis Moderna.

(Nota de esta ed. digital) <<

[17] ¿Es admisible esta «manera inversa» de decir que el modelo se basaba en los conocimientos se tenían en el momento en que se construyó y que, como siempre ocurre y así avanza la ciencia, se ha demostrado erróneo o que es incompatible, por decirlo de otro modo, con nuevos conocimientos alcanzados?

¿O es que Moreno nos dice que la Síntesis se basó en elucubraciones sin fundamento?

(Nota de esta ed. digital) <<

[18] Por supuesto no se pone en entredicho la ortodoxa (¿qué otra puede haber?) «inscripción» mutacionista en el ADN de estas variaciones en la regulación génica de unos genes por otros genes (¿de qué otro modo se pueden regular los genes de forma heredable sino es con otros genes?) —la regulación primera en una arquitectura con muchos niveles de regulación—. Se empieza a conocer el control genético en una embriología no sólo descriptiva, que ahora se llama «biología del desarrollo» de fenotipos. Esta nueva embriología ampliada puede verse desde *ahora* con una perspectiva evolucionista pero Darwin ya lo hizo adelantándose una vez más con la embriología de su época.

(Nota de esta ed. digital) <<

ÍNDICE

Los retos actuales del darwinismo	2
Prólogo	7
Introducción	14
1. Ecología evolutiva: la Historia natural consciente de sí misma	23
2. Adaptacionismo: demostrando el funcionamiento de la selección natural	39
3. Antidarwinismo: sobre tautologías, improbabilidades y falacias	55
4. Las grandes extinciones: ¿la ruleta y el interruptor?	74
5. La macroevolución como resultado de la selección natural	110
6. Los equilibrios puntuados, especiación y estasis: ¿revolución o mito?	137
7. La explosión del Cámbrico: ¿misterio inexplicable?	173
8. ¿Restricciones del desarrollo? Evo-Devo y variación facilitada como soportes del darwinismo	194
9. Efectos del ambiente sin lamarckismo: la plasticidad de los fenotipos sometidos a selección	235
10. Complejidad y autoorganización: ¿orden sin	257

adaptación?
11. Simbiosis y adquisición de genomas: la simbiogénesis como producto de la selección natural 274
12. Especiación adaptativa: Darwin sí ofreció una explicación al origen de las especies 292
13. El nuevo lamarckismo: la epigénesis como fenotipo 314
14. Azar o convergencia adaptativa: cómo la evolución se repite a sí misma 341
15. Altruismo, Gaia y otros debates 357
16. Darwinismo universal: variación y selección como bases del funcionamiento de la vida 383
Epílogo 393
Agradecimientos 400
Glosario 402
Lecturas recomendadas 409
Bibliografía 420
Autor 439